

DISTRIBUCIÓN CLISERIAL ¹ DE LOS SIPHONAPTERA DEL VOLCÁN POPOCATÉPETL, SU INTERPRETACIÓN BIOGEOGRÁFICA ²

ALFREDO BARRERA ³

RESUMEN

En este trabajo se demuestra que los Siphonaptera parásitos de mamíferos en el Volcán Popocatepetl y en la Cordillera Neovolcánica en general (ocho Pulicidae, trece Hystrichopsyllidae y diecisiete Ceratophyllidae) presentan una marcada distribución estratificada de acuerdo con la altitud, la cual no coincide exactamente con los patrones de distribución altitudinal de sus huéspedes (un didélfido, un dasipódido, dos sorícidos, cuatro lepóridos, quince cricétidos, ocho carnívoros y un artiodáctilo).

Al aplicar el método propuesto por Webb (1950) para expresar el grado de similitud faunística entre dos áreas adyacentes (en este caso cotas de 100 m de diferencia en altitud) se demuestra la existencia de cuatro pisos de alta similitud faunística que, en el caso de los mamíferos quedan limitados por las cotas de los 2 850, 3 950 y 4 250 m; en cambio, en el caso de los sifonápteros los dos primeros límites no son coincidentes con dichas cotas, pues se encuentran en las de los 2 650 y los 3 050 m y sí lo es el inferior, 4 250 m, del piso más alto, el cual se caracteriza por la notable pobreza de fauna, por la presencia de especies endémicas, tanto de mamíferos como de sus parásitos y por la estenoxenia de estos últimos.

La falta de correspondencia entre las cliseries de mamíferos y sifonápteros se explica por una combinación compleja de factores entre los cuales dos muy importantes son, la mayor dependencia de las larvas de los sifonápteros a la acción de factores climáticos y la mayor o menor estenoxenia de los imagos.

Se reconoce la existencia en el área de cuatro grupos de mamíferos en cuanto a sus afinidades faunísticas, a saber, I: especies pertenecientes a géneros de amplia distribución holártica, II: especies pertenecientes a géneros exclusivamente neárticas, pero

¹ El término cliserie es usado en Botánica para denominar la serie altitudinal o climática de pisos vegetacionales. En este trabajo se extiende el término para abarcar, no sólo la cliserie vegetal, sino las series de distribución altitudinal de los mamíferos y de sus parásitos.

² Este trabajo, con algunas modificaciones, fue presentado como tesis doctoral ante el Colegio de Profesores, de la Sección de Graduados de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, en octubre de 1965.

³ Director del Museo de Historia Natural de la ciudad de México, D. F.

de familias de amplia distribución holártica, III: especies pertenecientes a géneros y familias exclusivamente neárticas y IV: especies de indudable filiación sudamericana. En contraste, sólo es posible identificar tres grupos de sifonápteros, I, II y III, correspondientes a los tres primeros grupos de mamíferos y falta por completo un grupo IV, es decir, de especies de origen sudamericano.

Aunque en todos los pisos predominan las especies del grupo II, tanto por lo que se refiere a la cliserie de los sifonápteros como a la de los mamíferos, es notable la siguiente discrepancia: el mayor número de especies de géneros holárticos, en el caso de los mamíferos, se encuentra en el piso inferior a los 2850 m (M_1), en tanto que en el caso de los sifonápteros se halla en el tercer piso (S_3) situado entre los 3050 y los 4250 m s.n.m.

SUMMARY

This work demonstrates that the Siphonaptera of the Popocatepetl Volcano and in general those parasitizing mammals in the Trans-Volcanic Belt (i.e., eight Pulicidae, thirteen Hystrichopsyllidae and seventeen Ceratophyllidae) show a notorious stratified altitudinal distribution which is not exactly coincident with that of their hosts (i.e., one Marsupialia: Didelphidae, one Edentata: Dasypodidae, two Insectivora: Soricidae, four Lagomorpha: Leporidae, fifteen Rodentia: Cricetidae, eight Carnivora and one Artiodactyla).

Following the procedure suggested by Webb (1950) for computing similarity values of species composition for each pair of adjacent sample points (in this case each pair of adjacent altitudinal contour lines 100 m apart) it was possible to establish four different strata or floors of equal faunistic composition, limited for the mammals by the contour lines situated at 2850, 3950 and 4250 m above sea level. The lower limits for the Siphonaptera strata are not coincident with those for mammals as they are situated at 2650 and 3050 m of altitude, whereas the upper floor has the same limits, that is, from 4250 m to the snow line. This upper floor is characterized by its scarce fauna, the presence of endemic mammals and fleas and by the stenoxeny of these and other ectoparasites.

The lack of coincidence between the limits of the two series of faunistic strata is explained in terms of climatic factors influencing the habitats of the flea larvae and of the different levels of host specificity of the adult fleas.

Mammals in the area belong to four groups of different biogeographic or faunistic affinities, i.e., I: species of Holarctic genera, II: species of exclusive Nearctic genera but belonging to families of wide Holarctic distribution, III: species of both exclusively Nearctic genera and families and IV: species of South American origin. However, it is possible to recognize only the first three groups for the Siphonaptera: that is, the group representing the South American element is not present in the Popocatepetl Volcano above 2500 m alt.

In all strata predominate mammals and fleas of the groups, II: species of mammals of group I are more numerous in the lower floor (M_1) whereas fleas of the corresponding group I are better represented in the floor S_3 above 3050 m alt.

INTRODUCCIÓN

Clásicamente la Cordillera Neovolcánica ha sido considerada como límite entre las dos grandes Regiones Zoogeográficas americanas: Neártica y Neotropical. Para mu-

chos autores es, justamente, el límite más austral de la Neártica ya que, al este y al oeste respectivamente, dicho límite es llevado hacia los 24° de lat. N en la costa

atlántica mexicana y hacia los 27° de lat. N en la costa del Pacífico. Los extremos meridionales de las penínsulas de Baja California y de Florida son también consideradas como neotropicales.

La delimitación de las grandes regiones zoogeográficas se ha basado fundamentalmente sobre los patrones de distribución de vertebrados, mamíferos principalmente. Los límites propuestos para las americanas han podido servir hoy como un buen instrumento de trabajo, pero los nuevos datos paleontológicos y paleogeográficos y los que aporta el desarrollo de la nueva Sistemática, hacen dudar de que el tratamiento actual del concepto de Región Zoogeográfica sea el más adecuado y de que no involucre posiciones de estatismo y de tajante delimitación arbitraria que no sea menester corregir. Simpson y Darlington son quienes más han contribuido a aportar datos que tienden a modificar los antiguos criterios zoogeográficos. El último autor (1957) dice que la zona de transición entre las faunas neártica y neotropical no ha sido nunca tratada adecuadamente en detalle por los zoogeógrafos; que no ha recibido hasta ahora la atención dada a la línea de Wallace y a la Wallacea, aunque probablemente tenga tanta importancia como ésta. La noción del límite lineal y tajante va cediendo ante la de que ambas regiones, Neártica y Neotropical, están separadas entre sí por una amplia y compleja zona de transición; que el cambio de lo neártico a lo neotropical es gradual y que no tiene lugar tan sólo en México, sino en todo Centroamérica. Hershkovitz (1958) ha propuesto recientemente una Zona de Transición entre ambas regiones en el territorio mexicano comprendida al sur del paralelo 23° y al occidente del meridiano 98° aproximadamente; según este autor la opinión de que todo Mesoamérica debe ser considerada como zona de transición entre las regiones Holártica y Neotropical no puede ser sostenida sobre la

extensión de las faunas de mamíferos actuales y extintas. Schmidt (1954), basado en la distribución de los reptiles, opina lo contrario.

El estudio que aquí se presenta, pretende contribuir al mejor conocimiento de las relaciones faunísticas que se comentan aunque la orientación, los métodos y los materiales no son los que clásicamente lo han sido en investigaciones zoogeográficas.

Es sabido que ciertas *formas* animales no pueden ser utilizadas para llevar a cabo estudios distribucionales y lograr, mediante ellos, conclusiones de tipo zoogeográfico. Entre tales *formas* se incluye principalmente a aquéllas capaces, dados sus medios de dispersión, de salvar grandes distancias y también aquéllas asociadas con otras de las que obligadamente dependen. Es ésta en realidad, una generalización de hechos válidos, respectivamente, para muchas formas ubicuistas y parantropicas y para los parásitos estenoxenos, permanentes y obligatorios en todas sus fases. En el primer caso no hay posibilidad de hacer zoogeografía sino en un sentido limitadísimo; en el segundo, como sucede con los Mallophaga y los Anoplura, la distribución del parásito corre pareja, en plan general, con la del huésped. En ambos casos, por tanto, la generalización que nos ocupa es válida. Pero tal generalización entra en conflicto con hechos cuya frecuencia tiende a invalidarla, pues aplicable a casos extremos (amplia ubicuidad en *formas* de vida libre y estenoxenia absoluta estacionaria y permanentemente en las parásitas) no lo es cuando, por una parte, la ubicuidad se estrecha y por otra, cuando la estenoxenia no es tan absoluta y permanente; es decir, cuando se está ante casos de carácter intermedio que son, justamente, los que alcanzan mayor frecuencia. Los sifonápteros, que están en este caso en su gran mayoría, pueden ser buenos índices zoogeográficos, como se pretende demostrar en esta tesis.

Aunque es obvio que el área de distribución geográfica de un parásito no puede exceder la de sus huéspedes y que la recíproca, en cambio, no es obligatoria; es decir, que éstos pueden dejar de abrigar al parásito en trechos más o menos grandes del área que ocupan, no existen muchos estudios que traten de explicar el hecho en términos ecológicos precisos. La restricción y la diferenciación geográficas de un parásito, dicen Guimarães y D'Andretta (1950), dentro del área de su huésped o huéspedes, son una medida de la influencia de los factores mesológicos externos a éste sobre la vida del parásito. Vanzolini y Guimarães (1955) sostienen que aun en los parásitos cuyo ciclo tiene lugar por completo en el huésped hay indicios de influencia de factores exteriores al huésped y Guimarães y D'Andretta (*loc. cit.*) señalan que en los Nycteribiidae, dotados de una fase preparasitaria, es de esperarse un elevado grado de restricción y diferenciación geográficas dentro del área de distribución de sus huéspedes.

Esta última afirmación puede, de hecho, hacerse extensiva a todos los ectoparásitos con fases preparasitarias y aplicarse, con mayor razón aún, a aquéllos en que se combinan además, una cierta eurixenia, un parasitismo obligado pero no permanente y una muy amplia y discontinua área de distribución del o de los huéspedes. Los sifonápteros en conjunto están en este caso; los anopluros y malófagos en el contrario; los primeros parecen constituir un grupo en plena radiación adaptativa en el que son muy aparentes los procesos de especiación y subespeciación; los anopluros y los malófagos aparecen, en cambio, como dos grupos conservadores, faltos de la plasticidad y posibilidades evolutivas de los sifonápteros.

Es ya conocido, aunque todavía está mal estudiado, el hecho de que la fauna neártica de sifonápteros se va modificando con la latitud de tal manera que, a medida que se avanza hacia el sur, dicha fauna difiere

de la más boreal, primeramente a nivel de especie y después a nivel de género dentro de una misma familia. Esta notable diferenciación latitudinal no corresponde a una semejante en los huéspedes que, cuando más, llegan a diferir específicamente y con cierta frecuencia sólo a nivel subespecífico. Un típico caso de este fenómeno es el de la composición de la fauna parasitaria de *Peromyscus maniculatus* a lo largo de su enorme área de distribución.

En América del Norte, los mamíferos de distribución holártica son parasitados por sifonápteros de distribución también holártica o al menos con grandes afinidades con formas paleárticas; pero a medida que se avanza al sur, tienen lugar tres fenómenos muy notables:

a) La constitución de dos distintas faunas de Ceratophylloidea, una que ocupa el territorio situado al este de las Montañas Rocosas y otra que se extiende al oeste de dicho sistema montañoso; más al sur, en México, los elementos de ambas faunas siguen respectivamente las Sierras Madres Occidental y Oriental e incluso llegan a encontrarse en los complicados macizos de la Cordillera Neovolcánica, de la Sierra Madre del Sur y en las montañas de Chiapas;

b) La diversificación a nivel genérico de los ceratofiloideos en los macizos montañosos del sur de México e incluso de la América Central donde los mismos géneros —y aun especies— se extienden a lo largo de los Andes Centroamericanos hasta el Chiriquí al menos. Sólo dos géneros, *Pleochaetis* Jordan y *Kohlsia* Traub, característicos de las montañas del sur de México y de las de Centroamérica, avanzan por los Andes Sudamericanos hasta Colombia y Ecuador;

c) El avance, en un sentido inverso, hacia el norte, de la fauna sudamericana de Rhopalopsylloidea por las tierras bajas de Centroamérica y de México que penetra por las costas del Golfo de México hasta

Florida (Johnson y Layne 1961); por los valles calientes y tierras semiáridas de Michoacán y Jalisco hasta el norte de México y Sur de Texas y por las costas del Pacífico hasta el sur de Sinaloa al menos. Los ropalopsiloideos, penetran a la Norteamérica Neártica parasitando principalmente cricétidos del género *Sigmodon*, que como sus parientes más cercanos (*Oryzomys*, *Reithrodon*, etcétera) ha evolucionado en América del Sur después del Mioceno probablemente; pero se han establecido también sobre mamíferos de indudable carácter holártico, como es el caso de *Citellus adocetus* que es parasitado por *Polygenis*

adocetus Traub en la Cuenca del Balsas, claramente neártico como *Peromyscus floridanus*, huésped de *Polygenis floridanus* Johnson y Layne.

Ante estos hechos y ante la presencia de una importante fauna relictual y de mamíferos que parecen ser paleoendémicos (*Romerolagus*, *Neotomodon*, etcétera) en el sistema Neovolcánico, se plantea el problema de si los sifonápteros presentan una sucesión altitudinal comparable a la distribución que en sentido latitudinal es tan notable en el continente y si esto es así, cuál es la significación ecológica y biogeográfica del fenómeno.

MATERIALES Y MÉTODOS

Siendo el principal objetivo del trabajo de campo el obtener parásitos a diferentes altitudes en un sector representativo de la Cordillera Neovolcánica, se escogió como zona principal de trabajo el volcán Popocatepetl en su conjunto y las vertientes meridionales de varias montañas de la Serranía del Ajusco. Con ello habrían de poder explorarse diferentes biotopos, desde los 2 300 m de altitud aproximadamente en las planicies de México y Puebla hasta los límites de las nieves perpetuas hacia los 4 700 m y desde la zona alpina hasta el bosque tropical deciduo entre los 1 300 y 1 500 m sobre el nivel del mar.

No es, por las razones que adelante se discuten, el Popocatepetl, la montaña más adecuada para estudiar una sucesión altitudinal típica; por ello los datos obtenidos en él son complementados con otros diferentes puntos de la Cordillera. Sin embargo, ofrece ventajas de tipo práctico como son su cercanía a la Ciudad de México, la posibilidad de llegar en automóvil hasta la cota superior del bosque, la existencia de albergues a diferentes altitudes y la relativamente buena conservación de la flora y

la fauna naturales en el área del Parque Nacional Ixta-Popo que es, indudablemente, la más interesante desde el punto de vista biológico.

La localización de las estaciones de captura se llevó a cabo con la ayuda de las fotografías aéreas verticales, números 28-41 y 52-62 del levantamiento del Estado de México, Núm. 1230, hecho en diciembre de 1955 por la Compañía Mexicana Aerofoto y de los mapas topográficos 14 Q-h (123) Popocatepetl; escala 1:25 000 (equidistancia de curvas de nivel, 10 m) publicado en 1956 y 14 K-h (5, 8, 9, 11 y 12) escala 1:100 000 (equidistancia de curvas de nivel, 50 m) publicado de 1953 a 1961 por la Comisión Cartográfica Militar de la Secretaría de la Defensa Nacional.

Los datos sobre parásitos contenidos en esta comunicación, proceden, a) de ciento veintisiete capturas realizadas en diversas localidades de la Cordillera Neovolcánica entre 1950 y 1962; b) de setenta capturas llevadas a cabo en 1963 en el volcán Popocatepetl, en la vertiente meridional de los cerros Tres Cumbres, Chichinautzin, Quimixtepec y Tepozteco en el Estado de

Morelos y a lo largo del camino que va de Amecameca, Estado de México, a Cuautla, Morelos; c) de materiales y notas proporcionados por diferentes colectores y d) de citas contenidas en la bibliografía correspondiente; ver mapa núm. 2.

En general, cada *captura* representa el material colectado sobre mamíferos atrapados en una noche y en una localidad determinada; pero también el encontrado sobre algún animal recién atropellado por algún vehículo en carretera, el recogido sobre piezas cobradas por campesinos y cazadores y el extraído de galerías, nidos y camas.

Las líneas de trampas para capturar pequeños mamíferos se tendieron al atardecer y en general sobre la misma cota de altitud utilizando, entremezcladas, ratoneras de 4.5 x 10 cm, trampas para rata de 8.5 x 18 cm y trampas Special Museum, todas de la Animal Trap Co. (Lititz, Pa. U.S.A.); eventualmente se colocaron, intercaladas o no en las líneas, varias cajas-trampa de la casa Longworth (Abingdon on Thames, Inglaterra) para captura en vivo. Cada línea estuvo formada por un mínimo de cuarenta y un máximo de doscientas trampas separadas entre sí de 5 a 10 m. Las capturas de mamíferos de mediana talla, como geómidos, sciúridos, lagomorfos y mustélidos se realizaron, según el

caso, mediante trampas especiales, cepos de acero Víctor Núms. 1 y 2 o armas de fuego. La captura de mamíferos de talla mayor fue, excepto en un caso, incidental; cierta parte del material colectado sobre félidos y cánidos salvajes fue obtenido de piezas cobradas por cazadores furtivos o de madrigueras.

Las líneas fueron inspeccionadas, siempre que fue posible, dos veces, hacia las 10 p.m. y al amanecer. Cada mamífero capturado fue metido en una bolsa de plástico y expuesto en él a la acción de vapores de cloroformo; luego fue espulgado, numerado y colocado en "hielo seco" para su transporte al laboratorio. Los parásitos de cada huésped numerado fueron conservados separadamente en tubos con alcohol de 70% y montados después en bálsamo de Canadá. Los mamíferos capturados en 1963 se conservan, preparados en piel, en el Laboratorio de Cordados de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, en la colección de Cordados al cuidado del Biólogo Ticol Alvarez; los parásitos en la del Laboratorio de Biología de la misma Escuela, a cargo del autor y en la colección del Dr. Robert Traub, de la Universidad de Maryland.

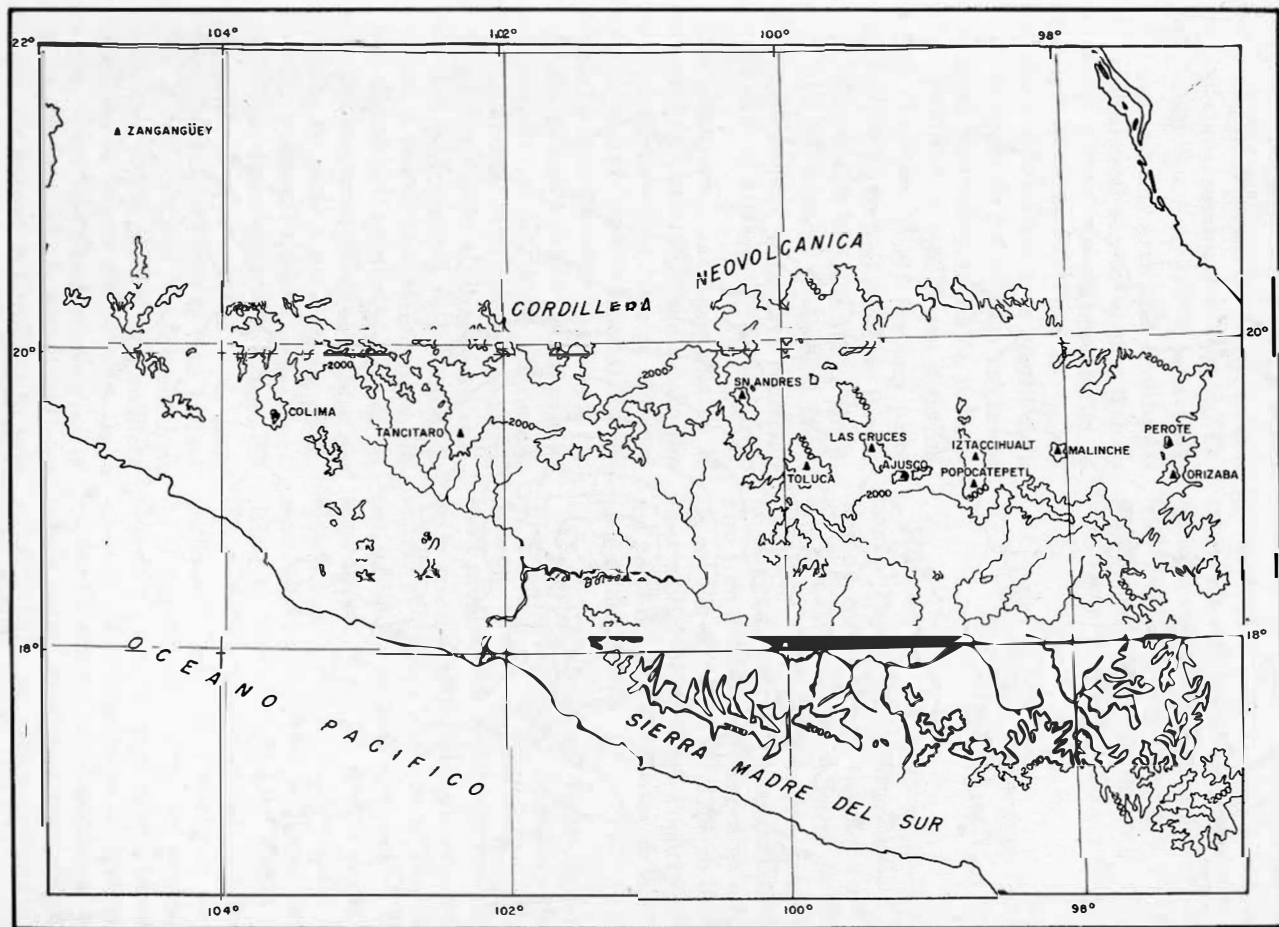
Las ciento noventa y siete capturas en que se basa este estudio hacen un total de 1 189 nidos y ejemplares de mamíferos y 2 887 ejemplares de sifonápteros.

DESCRIPCIÓN GENERAL DEL ÁREA ESTUDIADA

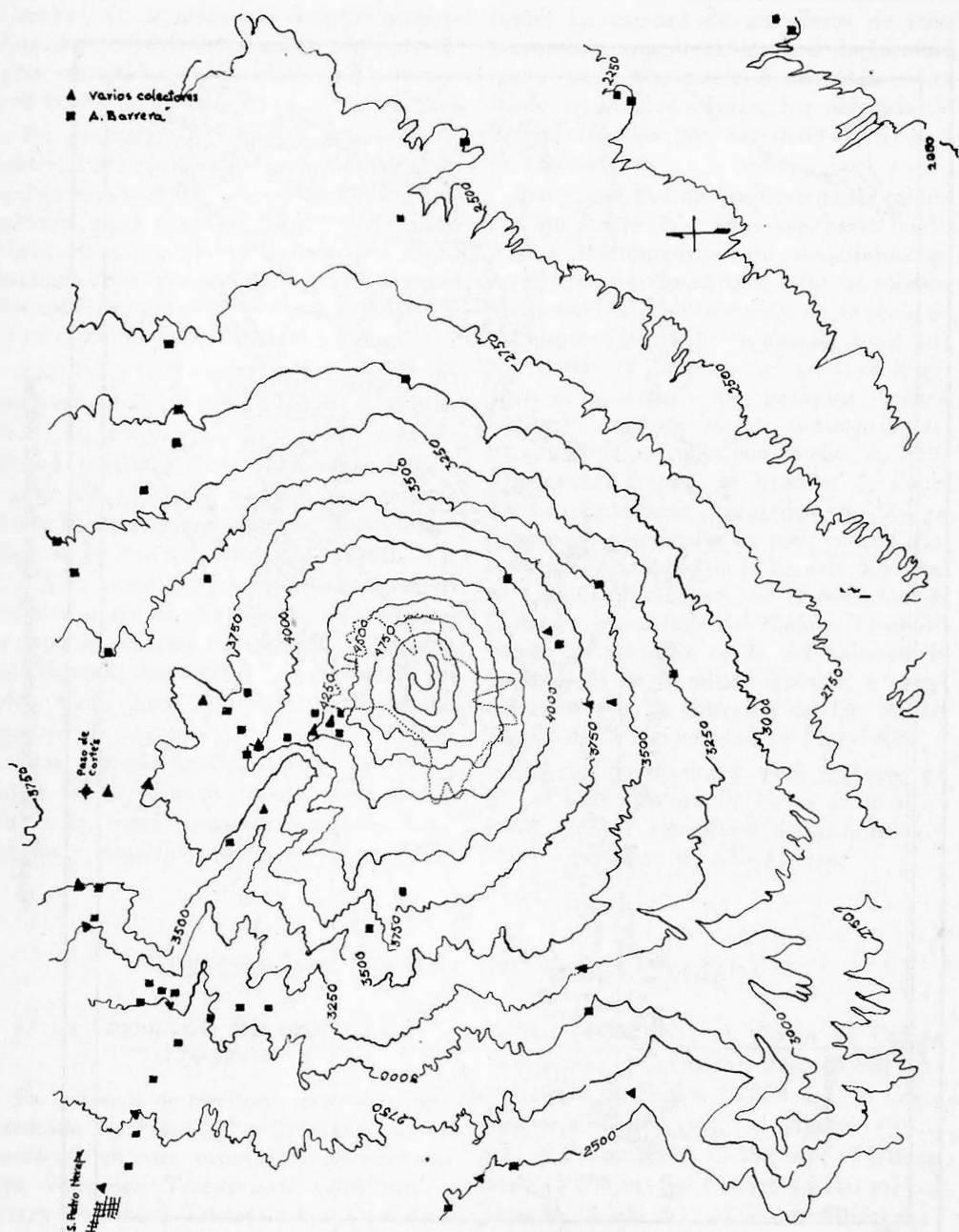
a) LA CORDILLERA NEOVOLCÁNICA EN CONJUNTO

En la franja de territorio mexicano comprendida entre los 18° y 22° lat. N se levanta el sistema orográfico denominado Eje Volcánico Transversal, Cordillera o Sierra Volcánica Transversal o Cordillera Neovolcánica; en él se encuentran los edificios volcánicos de mayor altitud en el país que son, de oeste a este, el Nevado de

Colima (4 330 m); el Volcán de Colima (3 900 m); el Cerro Tancitaro (3 400 m); el Nevado de Toluca (4 558 m); el Cerro Zempoala (4 281 m); el Ajusco (3 952 m); el Popocatepetl (5 452 m); el Iztaccíhuatl (5 386 m); el Papayo (3 700 m); el Telapón (4 100 m); el Tláloc (4 150 m); la Malinche (4 461 m); el Pico de Orizaba o Citlaltépetl (5 747 m) y el Cofre de Perote (4 282 m); ver mapa núm. 1.



Mapa 1. Cordillera Neovolcánica. Cota de los 2000 m.



Mapa 2. Estaciones de captura.

Es probable que el comienzo del levantamiento de este sistema pueda remontarse al Eoceno, época en la que ya se constatan deformaciones de rocas cretácicas y subyacentes debidas a fuerzas de empuje, en una zona que corre, paralela a la costa del Pacífico, desde el sur de Jalisco hasta Chiapas. Existe allí una gran falla de cabalgadura y continental aún activa, cuyo trabajo de empuje parece ser responsable de la emergencia de fondos marinos, de su plegamiento y deformación y de contribuir a elevar las bases de los edificios volcánicos sobre los fracturamientos Clarión o Humboldt y San Andrés, con las que el sistema coincide (Lorenzo, 1959). Por otra parte, es también en el Eoceno cuando se forman los plegamientos de la Sierra Madre Oriental al este del llamado Geosinclinal Mexicano y cuyo empuje quizá haya contribuido a levantar el extremo sur del altiplano.

El levantamiento más importante de la cordillera debió haberse llevado a cabo con lentitud e irregularidad entre el Mioceno-Oligoceno y el Pleistoceno Superior. En general, dicho levantamiento contribuyó, por una parte, a elevar el nivel de la porción meridional de la Altiplanicie Mexicana; por otra, a formar varias cuencas endorreicas y por fin, debido a plegamientos coincidentes con la formación de la Depresión del Balsas, a transformar al sistema en uno de tipo disimétrico constituido por una serie de macizos montañosos orientados generalmente de norte a sur entre los cuales se forman puertos, bajadas y valles intermontanos que desembocan en la Cuenca del Balsas y que tienen, como se verá, gran importancia desde el punto de vista biogeográfico. Tiene también importancia biogeográfica el hecho de que la Cordillera Neovolcánica se conecte con la Sierra Occidental de las Montañas Rocosas y con la Sierra Madre Oriental a la latitud del Cofre de Perote. En general, la Cordillera ha sido considerada como una provincia biótica bien definida (Herrera, 1891; Smith, 1940

Moore, 1945; Goldman y Moore, 1946) y frecuentemente, en los tratados de Geografía de más amplia difusión, se trata como una frontera o barrera natural de gran importancia; así Tamayo (1953) dice que "no cabe duda que es acertado considerar a esta serranía como límite entre Norteamérica y Centroamérica, así como límite altimétrico, orográfico, climático, divisoria de aguas infranqueada, límite biótico y etnológico".

b) EL MACIZO POPOCATÉPETL — IZTACCÍHUATL

Situación y composición litológica. El macizo Popocatepetl-Iztaccíhuatl, o Sierra Nevada, con el que forman los cerros Papayo, Telapón y Tlaloc, o Sierra de Río Frío, constituye el parteaguas, de unos 90 Km de longitud, que separa las cuencas de México y de Puebla (ambas con un nivel base de erosión de cerca de 2 200 m de alt.) y cuyo edificio austral, el Popocatepetl, forma parte del límite superior de la gran depresión del Balsas.

El macizo tiene unos 40 km de largo en dirección N — S y 15 de ancho aproximadamente; de la longitud total, al Iztaccíhuatl propiamente dicho corresponde cerca de la tercera parte; al norte esta montaña se une al Papayo y al sur al Popocatepetl por medio de un amplísimo puerto o paso, denominado de Cortés, que en su parte media alcanza 3 700 m de altitud. De ambas montañas el Iztaccíhuatl es la más antigua; data del Mioceno (Robles Ramos, 1944 White, 1951) y como volcán está inactiva desde principios del Pleistoceno. La base del Popocatepetl parece ser también del Mioceno, pero el cono actual, construido sobre el volcán miocénico de Nexpayantla, es del Pleistoceno. El Popocatepetl es aún volcán activo; su última erupción tuvo lugar en 1920-21 y su cráter presenta todavía fumarolas; su nombre significa, en náhuatl, cerro que humea.

Las rocas que constituyen la Sierra Nevada son fundamentales andesitas; en el Iztaccíhuatl predomina una andesita gris con anfíboles, en tanto que la del Popocatepetl es una andesita de hiperstena de color negro grisáceo; en ambas montañas, además, se encuentran uno u otro tipo de andesitas y basaltos andesíticos, materiales pumíticos y depósitos cineríticos más o menos superficiales (Farrington, 1897; Pairedes, 1925; White, 1951). Los pedregales de basaltos son escasos y sólo tienen importancia los pocos estudiados de la base del Popocatepetl en sus vertientes oriental y austral y que parecen corresponder a derrames relativamente recientes.

Hidrología. Las cimas de ambas montañas están cubiertas de hielos y nieves perpetuos cuyo límite, en verano, está entre 4 600 y 4 700 m de altitud; la del Iztaccíhuatl está siendo erosionada en la actualidad por nueve pequeños glaciares y la del Popocatepetl por tres. Los glaciares del Iztaccíhuatl están situados a altitudes que varían de los 5 286 a los 4 668 m; los del Popocatepetl van desde 5 300 a 4 690 m de altitud. La extensión de los glaciares no ha sido siempre la misma; existen morrenas, quizá del Pre-Wisconsiniano o del Wisconsiniano mismo, a 4 450, 4 270, 3 500 y aun a 3 100 m de altitud en algunas cañadas de la ladera occidental del Iztaccíhuatl (White, 1956; Lorenzo, 1959).

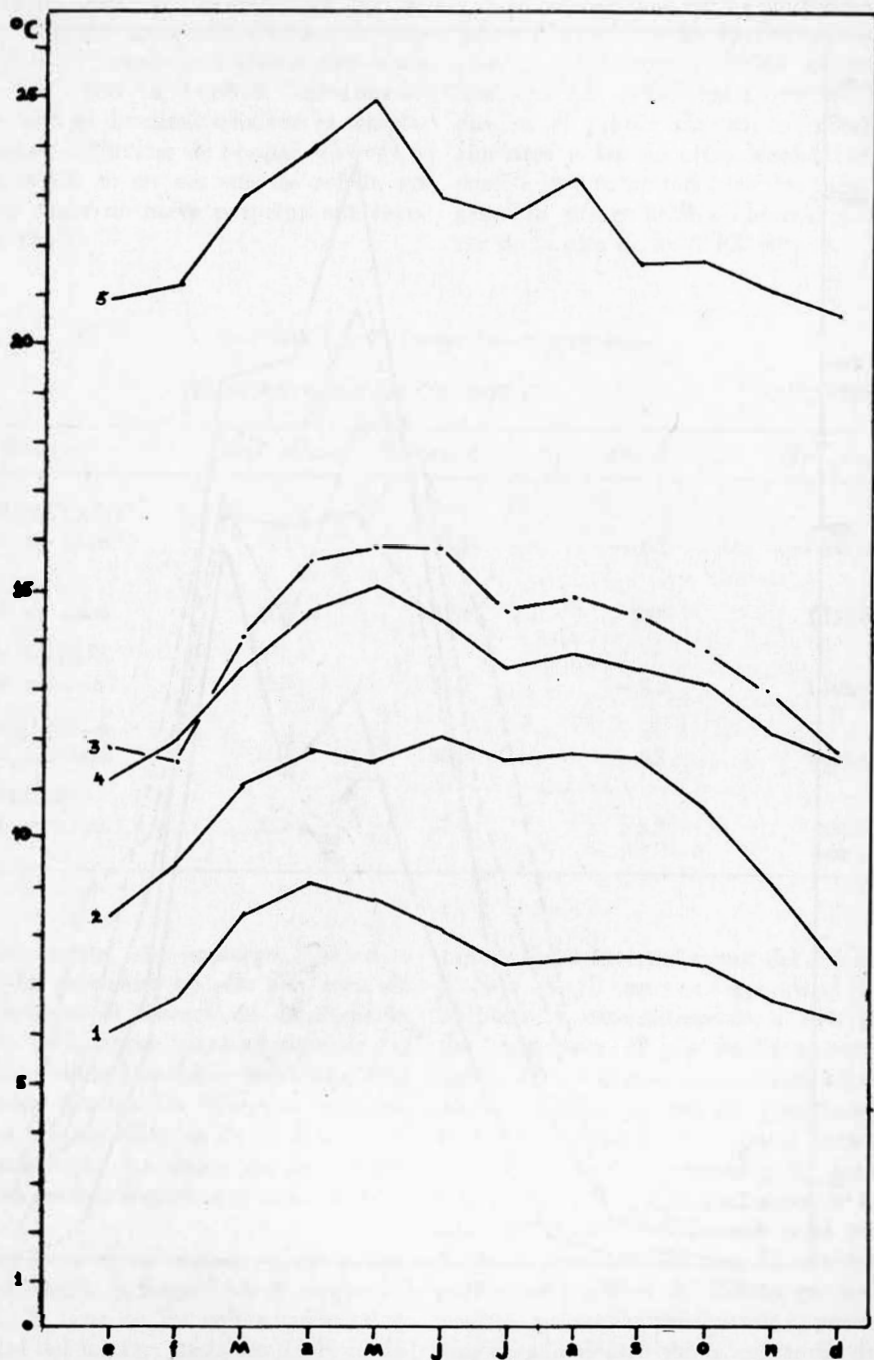
Las faldas del macizo están surcadas por numerosas cañadas que se originan en el borde inferior de los casquetes de hielos perpetuos. Los arroyos que las recorren en la vertiente occidental, van a desembocar al norte de los 19° 05' min. lat., a los canales de la antigua zona lacustre de Chalco; al sur de dicha latitud, con excepción de la importante cañada de Nexpayantla, todas las corrientes contribuyen a formar el río Cuautla, a su vez tributaria del Balsas. En la vertiente sucede algo semejante: las corrientes del norte del macizo, corresponden a la cuenca del río Atoyac; las australes, a

la del río Nexapa, pero en este caso los dos ríos son importantes tributarios del Balsas.

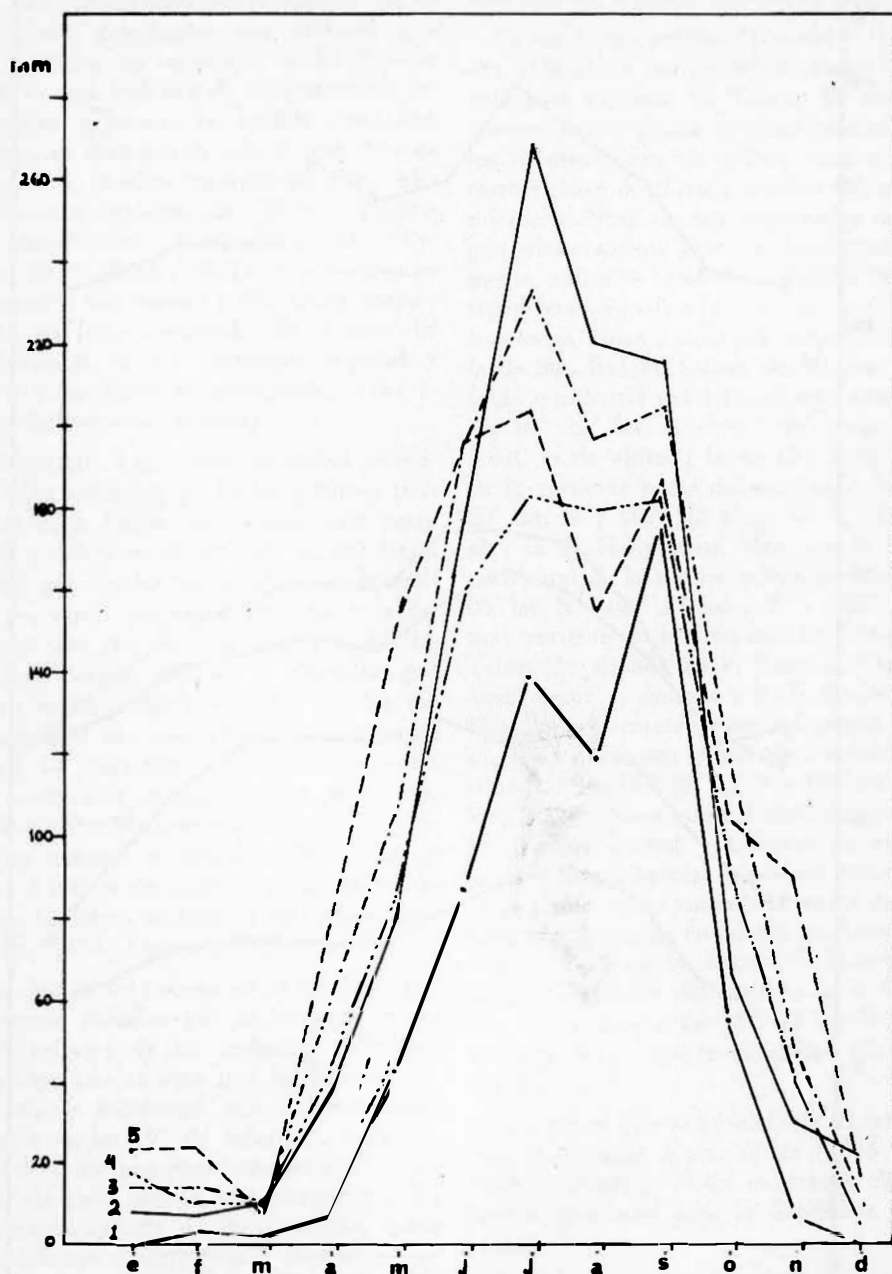
Clima. Como señalan Miranda y Hernández (1963), la red de observatorios meteorológicos no tiene en México la densidad necesaria para poder precisar los límites de los diversos tipos de clima; pero además, ciertas clases de clima y muchas variaciones microclimáticas no son registradas en ningún observatorio. Esto es desafortunadamente, aplicable también al macizo Popocatepetl-Iztaccíhuatl a pesar de que en él funcionan cinco estaciones meteorológicas: la de San Rafael, Estado de México, en la falda occidental del Iztaccíhuatl, situada a los 19° 13' lat. N y 98° 49' long. W, a 2 530 m de altitud; la de Río Frío, Mex., en la vertiente norte del macizo, a los 19° 20' lat. N y 98° 30' long. W, a 3 000 m alt.; la de Hueyatla, Méx., en la ladera occidental de la misma montaña, a los 19° 05' lat. N y 98° 39' long. W a 3 557 m; la muy reciente de la Estación Repetidora de Televisión situada en el Paso de Cortés y cuyos datos no conozco y la de Amecameca, Méx., relativamente lejana del propio macizo, pero útil como punto de comparación, situada a los 19° 08' lat. N y 98° 46' long. W a 2 470 metros sobre el nivel del mar. En las laderas austral y oriental no existen, hasta donde sabemos, estaciones meteorológicas y sólo, como punto interesante de comparación, se toman en cuenta los datos de la estación de Cuautla, Estado de Morelos, situada muy al sur del macizo, en la Depresión del Balsas, a los 18° 48' lat N y 98° 57' long. W a 1 291 m de altitud (Gráficas 1 y 2).

Los tipos fundamentales de clima han sido delimitados *grosso modo* (Vivó et al., 1946 y Tamayo, 1962) en mapas climatológicos generales para la República Mexicana.

En los mapas mencionados, y me refiero particularmente a los que siguen el sistema de Koeppen, las bases de las laderas del macizo, por debajo de la cota de los 2 500



Gráfica Núm. 1. Temperatura media mensual. 1. Hueyatlaque, México; 2. Río Frío, México; 3. Amecameca, México; 5. Cuautla, Morelos.



Gráfica Núm. 2. Precipitación media mensual. 1. Cuautla, Morelos; 2. San Rafael, México; 3. Río Frío, México; 4. Amecameca, México y 5. Hueyatenco, México.

m aproximadamente, presentan un tipo de clima templado moderado lluvioso de pradera (Cwbg); desde esta última cota hasta la de los 4 000 m, también aproximadamente, el tipo de clima señalado es templado moderado lluvioso de bosque (Cfwcg) y de los 4 000 m en adelante se señala un tipo de clima de nieve perpetua sin vegetación (EF).

Los datos de esos mapas tan generales, no concuerdan ni con los límites teóricos propuestos por Koeppen (1936) ni con algunos otros que se refieren a estaciones situadas en el propio macizo, en condiciones similares a las de otras localidades de la cordillera y sobre todo, con los tipos de vegetación que es posible observar por encima de la cota de los 3 400 metros.

GRÁFICAS 1 Y 2: DATOS COMPLEMENTARIOS

TEMPERATURAS EN GRADOS C

PRECIPITACIÓN

<i>Estación</i>	<i>Med. Anual</i>	<i>Max. Ex.</i>	<i>Min. Ex.</i>	<i>Med. Anual</i>
HUEYATLACO 3 557 m s.n.m.	7.7	21.5	— 6.1	1 191.8 mm
RÍO FRÍO 3 000 m s.n.m.	11.2	32.6	—14.0	1 117.9
SAN RAFAEL 2 530 m s.n.m.	12.5	31.0	— 8.2	1 106.8
AMECAMECA 2 470 m s.n.m.	14.4	38.0	— 6.5	1 005.6
CUAUTLA 1 291 m s.n.m.	22.2	47.4	5.3	639.5

Recientemente, sin embargo, García (1964) ha propuesto no sólo una serie de modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen, para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana, sino que discute y afina los diferentes subtipos de clima y entre ellos los de la Sierra Nevada, utilizando los datos de las cuatro estaciones meteorológicas que aquí se mencionan.

Siguiendo a dicha autora (García *loc. cit.*) y utilizando la nomenclatura propuesta por ella, la base de las laderas oriental y occidental del macizo, hasta los 2 500 m de altitud presentan un clima "templado subhúmedo con lluvias en verano y un porcen-

taje de lluvia invernal menor del 5% anual" C (w₂) (w) b como corresponde al sur del altiplano y específicamente a la estación de Amecameca. El piso de *Pinus montezumae* y *Abies religiosa* corresponde a una variante del tipo general Cb (templado con verano fresco largo) que tiene la característica de que la temperatura media anual es inferior a 12° C; a esta variante se la denomina "semifrío con verano fresco largo", y puesto que coincide con el anterior en cuanto al régimen de lluvias en verano, aunque con mayor precipitación, puede ser considerado dentro de la categoría de los "más húmedos de los subhúmedos" y ser descrito con los signos C(w₂) (w) (b'). El

piso de *Pinus hartwegii* desde los 3 400 hasta cerca de los 4 000 m de altitud, se encuentra en la faja de clima C(w₂) (w)c, "semifrio húmedo, con verano fresco corto, con lluvias en el verano y un porciento de lluvia invernal menor del 5% del anual".

En cuanto a los pisos de la zona nival¹, la autora dice lo siguiente:

"Por otra parte, el tipo clima EF" de nieves perpetuas" de Koeppen, que según las especificaciones de este autor empieza en la zona en que el mes más caliente tiene una temperatura de 0° C, parece corresponder con la realidad en México. La altitud calculada para el límite entre el E (T) y el EF resultó de 5 157 m en promedio para la parte central de México y la temperatura media anual a esa altitud de -2° C. En la zona de la Sierra Nevada que se encuentra hacia el interior del país y que por lo mismo tiene gradientes térmicos menores que la zona del Pico de Orizaba, más directamente expuesta a la influencia de vientos húmedos y frescos, la altitud calculada como límite entre los E (T) ("climas fríos") y los EF ("climas muy fríos") resultó de 5 272 m; en cambio, en la zona últimamente indicada dicho límite resultó de 5 042 m. Estos límites coinciden de una manera bastante aproximada con los límites de las nieves perpetuas en estas regiones. White, Mooser y Lorenzo (1956) señalan como límite inferior de las lenguas glaciares en el Iztaccíhuatl una altitud promedio de 4 707 m, es decir, una altitud menor que el límite calculado por nosotros para las nieves perpetuas, lo que es natural, puesto que los glaciares están alimentados por ellas y avanzan hacia abajo por las pendientes montañosas.

¹ El término *zona nival* es utilizado por mí en el mismo sentido que Mani (1962), es decir, comprendiendo en ella desde la capa de hielos perpetuos hasta la cota superior del bosque y no en el sentido del *piso nival* de Huguet del Villar (1929) que sólo comprende el de hielos perpetuos.

White (1954) señala como límite inferior del campo de *nevé* una altitud promedio de 4 883 m en los lados Este y Noroeste del Popocatepetl, e indica asimismo que en el lado sur no hay acumulación de nieve a la misma altitud. Todo esto es indicación de amplias variantes locales del límite de las nieves perpetuas, debidas a inclinación, exposición, influencia de corrientes de aire caliente, etc."

Lo anteriormente dicho plantea el problema de considerar dentro de la misma zona climática E (T) HC tanto a la pradera como a la tundra alpina en las que incluso Beaman (1965) ha demostrado la presencia de "four major phases..." que dependen de la altitud y las que aunque "...did not have sharp boundaries, they usually could be readily recognized in the field". Por otra parte, queda por decidir que tipo de clima corresponde a la parte sur de la cúspide del Popocatepetl, desprovista de hielos perpetuos, pues lo mismo podría suponerse dentro de la zona E (T) HC que, dada su aparente aridez, en una de tipo quizá diferente. Además, no cabe duda de que la altitud mencionada para el límite inferior del clima EF está exagerada no sólo por su carácter de promedio aritmético sino por la extrapolación en el tipo de cálculo utilizado; por observación directa, me es posible afirmar como Beaman (*loc. cit.*) que en la vertiente noroccidental del Popocatepetl, los hielos y nieves perpetuos alcanzan en el verano un límite inferior hacia los 4 700 metros de altitud (en el invierno la nieve, a veces, cubre toda el área alpina y las praderas subalpinas).

Por último, es de interés señalar que en todas las zonas climáticas, incluso las más altas, es notable la isothermalidad y que aparte de lo que las gráficas correspondientes y la descripción de los tipos de clima señalan sobre el régimen de lluvias, "...la precipitación orográfica aumenta en verano por los movimientos convectivos del aire y por la influencia de los ciclones tropica-

les" (García, *loc cit.*). También es de interés señalar que la isoterma de los 9° C se encuentra hacia los 4 000 m de altitud en el Iztaccíhuatl y que las isotermas de los 0° C se encuentran a 4 600 m en verano y

a 4 200 m de altitud en el invierno (Beaman, 1962, 1965). El mayor número de días nublados ocurre durante el verano; en el invierno son raros los días completamente cubiertos.

VEGETACIÓN Y ELEMENTOS CARACTERÍSTICOS DE LA FLORA

a) CLISERIE ALTITUDINAL DEL MACIZO POPOCATÉPETL-IZTACCÍHUATL

La sucesión climática determina, con extraordinaria precisión, una cliserie altitudinal que, aunque modificada por condiciones locales, que se discutirán más detalladamente al tratar en particular del escalonamiento de la vegetación del Popocatepetl, se puede resumir siguiendo, cuando no se indica lo contrario, a Miranda (1947), del modo que a continuación se expone:

1) Vertientes oriental y occidental

I. *Piso de bosque tropoxerofítico*. Tiene su mayor desarrollo en el extremo sur de la vertiente oriental donde alcanza altitudes que en la occidental corresponden al bosque caducifolio o al encinar. Miranda (*loc. cit.*) dice que el límite altitudinal superior de este bosque tropical tropoxerofítico se encuentra hacia los 1 800 m. Yo he visto componentes del cuajitotal, sobre todo *Ipomoea murucoides*, en el pedregal a 1 Km al oeste de San Pedro Atlixco, Puebla, a 2 200 m de altitud. Se vuelve a hacer referencia a este piso al tratar la ladera sur del macizo y que corresponde a la del Popocatepetl mismo.

II. *Piso de bosque caducifolio*. El fondo de la Cuenca de México de los 2 240 a los 2 300 m de altitud es probablemente la región más seriamente modificada por la acción humana en el país. De cuenca endorreica, eminentemente lacustre, cuyas vegas debieron estar sombreadas por *Populus*, *Salix*, *Fraxinus*, *Buddleia* y *Prunus* ha pa-

sado a ser, en tiempos históricos, artificialmente drenada, deforestada, cultivada y sometida desde hace tiempo a los cambios que traen consigo el urbanismo y la industrialización, pues la Cuenca es sede de la más importante zona urbana e industrial del país; la denominación del piso es meramente teórica y basada en lo que señalan datos históricos, indicios palinológicos y algunos relictos en las zonas menos perturbadas. Los pastizales de *Distichlis spicata* ocupan hoy grandes extensiones de los lechos de los lagos desecados de los cuales el más importante es el de Texcoco; una especie introducida en el siglo xvi, *Schinus molle*, constituye ya un muy extendido y notable elemento del paisaje y, en tanto las condiciones naturales y antropógenas lo permiten, las formaciones de tipo matorral parecen ganar terreno.

El fondo del Valle de Puebla presenta un paisaje semejante al del lecho de la Cuenca de México y, aunque sin las perturbaciones tan notables de ésta, la tala y la agricultura la han modificado también desde hace muchos siglos.

III. *Piso de encinar y de bosque alto de escuamifolios*. De los 2 300 a los 2 700 m de altitud la vegetación está constituida principalmente por encinares y también, hacia el sur de la vertiente occidental, por bosques de *Cupressus lindleyi*. Aunque en general el bosque de *Quercus* tiene mayor desarrollo hacia la mitad inferior del piso y el de *Cupressus* en la superior, cuyos límites alcanzan y aun sobrepasan los de otras coníferas, *Pinus ayacahuite*, *P. leiop-*

hylla y *P. montezumae* por ejemplo, no es posible, sobre todo en la vertiente occidental del Popocatepetl, distinguir dos pisos bien definidos; a veces, sobre todo en suelos profundos con declive suave, *C. lindleyi* forma masas casi puras entre los 2 300 y 2 800 m y entre estas mismas altitudes, en terrenos más someros y con mayor declive, se desarrolla mejor el encinar. Por otra parte, cuando por encima de los 2 800 m existen cañadas relativamente abiertas y con suelo profundo, *C. lindleyi* puede alcanzar la cota de los 2 900 m y formar asociaciones más o menos complejas con *Abies religiosa*, *Pinus leiophylla* y otros pinos (*P. montezumae* y *P. teocote* entre otros) y *Alnus jorullensis*.

En general, el sotobosque de las masas puras de *C. lindleyi* es notablemente pobre; en cambio, el del encinar es relativamente rico y de acuerdo con ciertas condiciones locales, deja prosperar algunos elementos del bosque caducifolio como *Crataegus*, *Prunus*, *Buddleia*, etcétera, y, a veces, xerófitas como *Agave* y *Nolina parviflora* o plantas semileñosas, postradas como *Rubus*. *Coriaria thymifolia* y otras. Las especies más frecuentes de *Quercus* son *Q. peduncularis* y *Q. crassipes*.

IV. Piso de *Pinus montezumae* y *Abies religiosa*. De los 2 800 a los 3 300 — 3 400 m de altitud el bosque está formado por macizos de *Pinus montezumae* o por densas masas de *Abies religiosa*; rara vez ambas especies se encuentran intensamente mezcladas excepto en las franjas de ecotono. A esta altitud, donde no se encuentra *P. montezumae* existe *Abies* y viceversa; el abeto tiende a ocupar las cañadas protegidas y húmedas en tanto que el pino forma bosque en los lomos y espacios abiertos entre cañada y cañada.

P. montezumae puede formar bosques importantes un poco más allá de los límites inferior y superior del *Abies*, en el inferior suele mezclarse con *P. leiophylla* y *P. teocote* y en el superior a veces hasta los 3 700

m con *P. hartwegii* con el que a veces forma ecotono *A. religiosa*.²

La cobertura inferior del pinar a esta altitud es frecuentemente un zacatal de *Festuca amplissima*, *Muhlenbergia macroura*, *Stipa ichu* y *Muhlenbergia* sp. con una o quizá dos especies de *Lupinus*; sin embargo, es a veces una sola especie de *Lupinus* la que predomina, sobre todo cuando el declive es suave y el pinar abierto. En sitios talados o quemados prospera *Baccharis conferta* y cuando hay sombra suficiente, un helecho, *Pteridium aquilinum*. El sotobosque del macizo de *Abies* es relativamente rico; forman parte de la comunidad del bosque *Alnus firmifolia*, *Arbutus glandulosa* y *A. xalapensis* muy esparcidos; *Senecio cinerarioides*, *Senecio angulifolius* que a veces forma masas relativamente extensas, *Alchemilla procumbens*, *Salvia elegans* y *Geranium vulcanicola*, así como *Baccharis conferta* que, con algunas de las especies citadas, constituye formaciones secundarias muy conspicuas en sitios de disturbio.

V. Piso de *Pinus hartwegii*. Si existe un piso forestal bien definido en la cliserie es justamente el del *Pinetum hartwegii* que va de los 3 400 — 3 700 m hasta los 3 800 — 4 000 m de altitud. La especie, por debajo de los 3 700 m puede en ocasiones mezclarse con *P. montezumae* y aun con *Alnus firmifolia* y *Abies religiosa* a los 3 500 m; pero de los 3 700 m en adelante forma masas puras cuyo límite más alto es justamente la cota superior del bosque propiamente dicho. La cota del arbolado alcanza aún mayores altitudes e incluso, como se explica más adelante, otra especie, *Juniperus monticola* var. *compacta*, forma matorrales que constituyen verdaderos islotes de bosque desde el punto de vista de la vida

² Según Miranda y Hernández X. (1963). *P. hartwegii* y *P. rudis* "...son a veces consideradas como variedades de la muy difundida especie *P. montezumae*". Pudiera ser que lo que aquí trato como *P. montezumae* sea lo considerado por Miranda como *P. rudis*.

animal, muy por encima de la cota superior del *Pinetum hartwegii*. El estrato inferior del *Pinetum hartwegii* es un zacatal de *Festuca tolucensis*; pero a la misma altitud en los claros, a veces muy extensos, como el que cubre el Paso de Cortés, otra especie, *Muhlenbergia quadridentata*, es la que domina formando una pradera subalpina *sui generis* (Beaman, 1962).

VI. *Pradera alpina*. De los 3 800 — 4 000 m a los 4 300 m de altitud la vegetación es una pradera o páramo de altura como la llama Miranda (1963) cuyos elementos (con excepción de algunos dominantes como *Gnaphalium vulcanicum* y *Draba jorullensis*) se estratifican a su vez formando dos subpisos, uno inferior, a los 3 800 — 4 000 m a los 4 100 m de altitud, constituido por una asociación de *Calamagrostis tolucensis* y *Festuca tolucensis* y otro que alcanza los 4 300 m de altitud y que es una asociación de *Festuca livida* y *Arenaria bryoides*.

La pradera alpina sólo recibe nieve ocasional e intermitentemente en el invierno, sobre todo en las laderas que ven al norte, al oriente y al occidente y soporta menos nevadas en las que ven al oriente y al sur, sobre todo en el Popocatepetl. Un reciente trabajo de Beaman (1965) demuestra que la mayoría de las especies de la pradera alpina "... have a restricted altitudinal range" lo cual demuestra una muy estricta dependencia del factor temperatura.

Es justamente en el subpiso inferior de la pradera alpina y sobre todo en sitios en que afloran las rocas, donde se establecen manchones de *Juniperus monticola* var. *compacta* y aun en ocasiones, individuos enanos de *Pinus hartwegii* que comparten el hábitat con *Gnaphalium lavandulaceum*, *Oxylobus arbutifolius*, *Mahonia entriphylla*, etc. Una especie de *Lupinus* es frecuente en el subpiso y *Eryngium protaeflorum* es relativamente abundante.

VII. *Tundra de montaña*. La tundra de montaña es, en general, más rica en espe-

cies en el Iztaccíhuatl que el Popocatepetl. Miranda (*loc. cit.*) la describe así:

"De los 4 300 metros al límite de las nieves perpetuas (4 800 — 5 000 metros), solamente se encuentran plantas herbáceas, siendo más frecuentes las gramíneas *Festuca* y *Calamagrostis* en los lugares secos y especies de *Carex* en los más húmedos. La vegetación suele ser muy espaciada, y al lado de las anteriores se encuentran otras plantas muy llamativas, de porte alpino, como los céspedes musciformes de *Arenaria bryoides*, las formas arrosetadas de *Draba Pringlei* y *D. orbiculata*, el rastrero *Senecio procumbens*, el vistoso *Cirsium nivale* y especies de otros géneros, como *Castilleja*, *Cerastium*, *Plantago*, *Ranunculus*, *Sagina*, etcétera." Los elementos de la pradera y de la tundra alpinas están a su vez, estratificadas en cuatro subpisos descritos recientemente por Beaman (1965) y de los cuales corresponden dos a la pradera y dos a la tundra.

2) *Vertientes boreal y austral*

Siendo el macizo tan alargado y orientado de norte a sur, las vertientes boreal y austral son relativamente pequeñas y difieren notablemente entre sí.

La vertiente boreal del macizo es, a su vez, la ladera norte del Iztaccíhuatl o la del Papayo si se le considera formado parte de él. En todo caso, el límite inferior de la ladera norte puede llegar cuando más al puerto de Río Frio a 3 000 m de altitud en pleno piso de *Abies religiosa*-*Pinus montezumae*.

La vertiente austral es, a su vez, la ladera sur del Popocatepetl que desciende lentamente hacia la depresión del Balsas. En esta vertiente los pisos de la cliserie corresponden a los descritos desde la tundra de montaña hasta el encinar; sin embargo este último difiere del de la vertiente occidental en que no está acompañada de *Cupressus lindleyi* (o al menos yo no lo he visto), en que el madroño *Arbutus xalapensis* se encuentra con notable frecuencia formando parte del bosque y sobre todo

animal, muy por encima de la cota superior del *Pinetum hartwegii*. El estrato inferior del *Pinetum hartwegii* es un zacatal de *Festuca tolucensis*; pero a la misma altitud en los claros, a veces muy extensos, como el que cubre el Paso de Cortés, otra especie, *Muhlenbergia quadridentata*, es la que domina formando una pradera subalpina *sui generis* (Beaman, 1962).

VI. *Pradera alpina*. De los 3 800 — 4 000 m a los 4 300 m de altitud la vegetación es una pradera o páramo de altura como la llama Miranda (1963) cuyos elementos (con excepción de algunos dominantes como *Gnaphalium vulcanicum* y *Draba jorullensis*) se estratifican a su vez formando dos subpisos, uno inferior, a los 3 800 — 4 000 m a los 4 100 m de altitud, constituido por una asociación de *Calamagrostis tolucensis* y *Festuca tolucensis* y otro que alcanza los 4 300 m de altitud y que es una asociación de *Festuca livida* y *Arenaria bryoides*.

La pradera alpina sólo recibe nieve ocasional e intermitentemente en el invierno, sobre todo en las laderas que ven al norte, al oriente y al occidente y soporta menos nevadas en las que ven al oriente y al sur, sobre todo en el Popocatepetl. Un reciente trabajo de Beaman (1965) demuestra que la mayoría de las especies de la pradera alpina "... have a restricted altitudinal range" lo cual demuestra una muy estricta dependencia del factor temperatura.

Es justamente en el subpiso inferior de la pradera alpina y sobre todo en sitios en que afloran las rocas, donde se establecen manchones de *Juniperus monticola* var. *compacta* y aun en ocasiones, individuos enanos de *Pinus hartwegii* que comparten el habitat con *Gnaphalium lavandulaceum*, *Oxylobus arbutifolius*, *Mahonia entriphylla*, etc. Una especie de *Lupinus* es frecuente en el subpiso y *Eryngium protaeflorum* es relativamente abundante.

VII. *Tundra de montaña*. La tundra de montaña es, en general, más rica en espe-

cies en el Iztaccíhuatl que el Popocatepetl. Miranda (*loc. cit*) la describe así:

"De los 4 300 metros al límite de las nieves perpetuas (4 800 — 5 000 metros), solamente se encuentran plantas herbáceas, siendo más frecuentes las gramíneas *Festuca* y *Calamagrostis* en los lugares secos y especies de *Carex* en los más húmedos. La vegetación suele ser muy espaciada, y al lado de las anteriores se encuentran otras plantas muy llamativas, de porte alpino, como los céspedes musciformes de *Arenaria bryoides*, las formas arrosietadas de *Draba Pringlei* y *D. orbiculata*, el rastrero *Senecio procumbens*, el vistoso *Cirsium nivale* y especies de otros géneros, como *Castilleja*, *Cerastium*, *Plantago*, *Ranunculus*, *Sagina*, etcétera." Los elementos de la pradera y de la tundra alpinas están a su vez, estratificadas en cuatro subpisos descritos recientemente por Beaman (1965) y de los cuales corresponden dos a la pradera y dos a la tundra.

2) *Vertientes boreal y austral*

Siendo el macizo tan alargado y orientado de norte a sur, las vertientes boreal y austral son relativamente pequeñas y difieren notablemente entre sí.

La vertiente boreal del macizo es, a su vez, la ladera norte del Iztaccíhuatl o la del Papayo si se le considera formado parte de él. En todo caso, el límite inferior de la ladera norte puede llegar cuando más al puerto de Río Frio a 3 000 m de altitud en pleno piso de *Abies religiosa*-*Pinus montezumae*.

La vertiente austral es, a su vez, la ladera sur del Popocatepetl que desciende lentamente hacia la depresión del Balsas. En esta vertiente los pisos de la cliserie corresponden a los descritos desde la tundra de montaña hasta el encinar; sin embargo este último difiere del de la vertiente occidental en que no está acompañada de *Cupressus lindleyi* (o al menos yo no lo he visto), en que el madroño *Arbutus xalapensis* se encuentra con notable frecuencia formando parte del bosque y sobre todo

porque las especies de encino son generalmente de hojas grandes y muy persistentes. Otra notable diferencia reside en que el encinar puede ser substituido en los lomos de barrancas por bosques de *Pinus montezumae*, *P. teocote* y *P. lawsoni* entre otras, y en las cañadas por un riquísimo bosque de hojas anchas que Miranda (*loc. cit.*) denomina bosque mesófilo de montaña con *Quercus* de hojas delgadas, *Fraxinus*, *Alnus*, *Ilex*, *Styrax*, *Oreopanax*, etc., etc. No he visto sin embargo, en la ladera austral del Popocatepetl *Tilia* ni otros elementos de la zona templada húmeda que son característicos según Miranda (*loc. cit.*) de este bosque que por otra parte, como el mismo autor dice, varía mucho en su composición no sólo con la altitud sino de un lugar a otro en la misma cota altitudinal.

Entre los 2 200 — 1 800 m de altitud se establece una zona en que el pinar, el encinar e incluso el bosque mesófilo de montaña ya muy pobre, se mezclan con especies tropicales, sobre todo cuajiotos o copales, *Bursera* spp.; cazahuates, *Ipomoea murucoides*; *Acacia* sp. y otros árboles y arbustos. A veces se encuentran, entremezcladas con esta vegetación bosquecillos de *Juniperus flaccida*. Esta zona es denominada por Miranda (*loc. cit.*) de transición y a ella siguen asociaciones típicas de la *tierra caliente* de las cuales están representadas en la base del Popocatepetl la de burseras o cuajiotal que puede abrirse en pastizales, dejar lugar a asociaciones de *Acacia* y de *Ipomoea* y colindar con bosques en galería de *Taxodium mucronatum*, *Ficus* spp. y *Salix humboldtiana* a lo largo de las corrientes de agua. (Ver, para una descripción especializada, la obra de Miranda ya citada, de 1947).

b) LA CLISERIE ALTITUDINAL EN EL POPOCATÉPETL

La cúspide de este enorme cono volcánico de 5 462 m de altura está situada a los 18° 20' 6" lat. N. y 96° 73' 1" long. W. de

Greenwich. Su masa es, como se ha dicho, el extremo sur de la Sierra Nevada y del macizo Popocatepetl-Iztaccíhuatl propiamente dicho; su situación en el borde mismo de la Cuenca del Río Balsas, su masa, lo reciente de su última erupción y la naturaleza del material expulsado así como la de algunos importantes accidentes topográficos, modifican notablemente el patrón de distribución de las asociaciones vegetales descritas en general para el macizo en conjunto. Los pisos vegetacionales son más nítidos, más homogéneos y a veces más amplios y ricos en el Iztaccíhuatl, volcán más viejo, más grande, inactivo desde hace tiempo y sin la influencia de la proximidad de la depresión del Balsas gracias a su situación y a la del Popocatepetl mismo. En el Iztaccíhuatl las diferencias entre la solana y la umbría, por lo que hace al clima y a la vegetación, son escasas; en el Popocatepetl, en cambio son muy notables.

Las vertientes sur y sureste de la cima del Popocatepetl no están perpetuamente nevadas. La cota superior del bosque según Beaman (1962) se encuentra a una altitud más constante en el Iztaccíhuatl que en el Popocatepetl; en el primero, el límite es casi paralelo a la cota de los 4 000 m; en el Popocatepetl alcanza, cuando más, la de los 3 900 m y es, en promedio, 109 m más baja que la del Iztaccíhuatl. Es en la ladera norte donde el límite del bosque alcanza mayor altitud; en la ladera noroccidental las variaciones se deben a la pendiente muy pronunciada de la barranca de Nexpayantla; en la del occidente las cenizas volcánicas bajan el límite a 3 850 m y es interesante la observación de Beaman (*loc. cit.*) de que en esta área el límite sigue la línea de contacto entre los viejos y los más recientes depósitos de cenizas; los árboles, dice, crecen en las cenizas viejas, diseccionadas por la erosión, pero no en las nuevas. Beaman no describe el piso de *Pinus hartwegii* en las vertientes austral y oriental; según he podido observar, el bosque en esas

laderas es más ralo, más esparcido y seco, sobre todo por encima de los 3 700 m.

El piso de *Pinus montezumae*-*Abies religiosa* corresponde, en general, al descrito para el macizo en conjunto en las laderas nororiental, occidental y suroccidental del Popocatepetl, pero en las del sur y del sureste está más pobremente representado el abietal, el cual falta a veces aun en barrancas relativamente abrigadas; en cambio el piso de *Quercus* es más amplio y rico en especies en las laderas sur y sureste que en las otras y no se intercala con bosques de *Cupressus lindleyi* como en la vertiente occidental del volcán sino con *Pinus*, con elementos del bosque mesófilo de montaña en las barrancas más húmedas y con elementos que se encuentran en el cuajitotal, sobre todo *Acacia* sp. e *Ipomea* sp., a veces mezclados con *Pinus* y con *Schinus molle* en su límite inferior, es decir hacia los 2 200 m y aun más como sucede al occidente de San Pedro Atlixco y San Baltasar Atlimeyaya, Puebla, situados en el borde de un antiguo pedregal de basaltos andesíticos cuyos intersticios y hondonadas han sido rellenados con tobas pumíticas. A esta altitud, el bosque mesófilo de montaña, sólo se encuentra en barrancas con agua permanente y a él sigue un bosque en galería de *Salix* que se enriquece con *Taxodium* y *Ficus* a altitudes aun menores. La ladera norte comprende, por debajo de la zona nival, en la que están incluídos los pisos de pradera y tundra alpinas, un solo piso forestal, más, el de *Pinetum hartwegii* que rodea la pradera subalpina del Paso de Cortés en la que domina la gramínea *Muhlenbergia quadridentata*. La existencia

de este calvero, así como la de otros que se encuentran en cerros de semejante altitud (3 700 — 3 750 m) en la vertiente occidental del macizo, por debajo de la cota superior del arbolado y dentro del piso que correspondería teóricamente al *Pinetum hartwegii* no tiene aun una clara explicación:

La cota superior del arbolado en el Itzacihuatl parece coincidir más o menos con la isoterma de los 9.0° C para el mes más caliente (Beaman, 1962). En el Popocatepetl son otras las condiciones (efecto de masa, topográficas, naturaleza del suelo, etc.) las que modifican la altitud de dicha cota. El calvero del Paso de Cortés determina, en realidad, dos cotas superiores para el *Pinetum hartwegii*, una que limita la pradera de *Muhlenbergia quadridentata* hacia los 3 700 m y otra hacia los 3 900 m de altitud. Beaman (*loc. cit.*) propone tres explicaciones, a saber: la acción de los vientos rasantes que cruzan la zona y que no permiten el establecimiento del pinar, el efecto de quemaduras del pastizal y la tala. Uno o todos estos factores contribuirían al establecimiento del zacatal que, a su vez, competiría con ventaja contra el pinar. Otros extensos zacatales de las montañas que rodean la Cuenca de México, hacia los 3 000 m de altitud son a todas luces originados por la tala, como los de Tres Marias en el macizo del Ajusco (Miranda, 1947) los de Salazar y La Marquesa en la Sierra de las Cruces y los de Llano Grande y puerto de Río Frío al pie del extremo boreal del Itzacihuatl, y todos ellos tienen un carácter montano más que subalpino.

AFINIDADES FLORÍSTICAS

Los elementos arbóreos de la flora del Popocatepetl, como la de toda la Cordillera Neovolcánica en general, presentan afinida-

des neárticas, pero la flora incluye también muchos elementos herbáceos y arbustivos de clara filiación termófila tropical en los

pisos inferiores y en la zona montana y zona alpina muchos criófilos de estirpe andina.

Miranda (1947) señala que "la tundra volcánica se relaciona con la tundra alpina de las montañas de los Estados Unidos. Sin embargo, es de notar que hasta ahora no se ha encontrado en la primera uno de los géneros más característicos de la segunda, la ciperácea *Elyna*; faltan además otros géneros frecuentes en la tundra alpina, como *Primula*, *Androsace*, *Saxifraga*, *Eriogonum*, *Geum*, etc. hecho que fue ya indicado por Purpus (1908). En cambio algunas extensiones de la tundra andina, como *Alchemilla pinnata*, *Oreomyrrhis andicola* y otras fueron señalados por Purpus (1908) en la tundra volcánica". Son también "extensiones de la tundra andina" citadas por Purpus, *Pernettya ciliaris*, *Ranunculus sibbaldoides* y *Halenia*.

El piso de *Pinus hartwegii*, según el mismo autor, parece corresponder a la asociación denominada por Weaver y Clements (1938) bosque pétreo — subalpino; pero como éste se caracteriza por la presencia de *Picea engelmanni*, *Abies lasiocarpa* y *Pinus flexilis* o *P. aristata*. "...la asociación aparece como bastante distinta del pinar superior de *Pinus hartwegii*, pero la semejanza aumenta mucho, cuando se considera que en las montañas de las áreas desérticas del interior de los Estados Unidos (Arizona), el bosque pétreo subalpino abarca una zona comprendida entre los 2 500 y los 2 900 metros de altitud, situada por encima del bosque pétreo — montano y por debajo de la tundra alpina. En las montañas de Nuevo León, hacia el límite del bosque (3 600 metros), según Muller (1939) se encontraría *P. hartwegii* asociado a formas arbustivas de *Pinus flexilis*.³ En consecuencia, en el norte de México se mezclarían las dos

especies de pinos; el *Pinus hartwegii*, que forma el pinar superior de los volcanes de la parte central de México, y el *Pinus flexilis*, especie característica del bosque pétreo montano, del oeste de los Estados Unidos" (Miranda, *loc. cit.*).

Así mismo, Miranda (*loc. cit.*) relaciona el piso de *Pinus montezumae* — *Abies religiosa* con el bosque pétreo — montano de Weaver y Clements (*loc. cit.*) de las montañas del oeste norteamericano situadas entre las grandes llanuras y la Sierra de la Cascada. En dicho bosque son dominantes *Pinus ponderosa*, *Pseudotsuga taxifolia*, y *Abies concolor*. Estas dos últimas especies son muy cercanas a *Pseudotsuga mucronata* (que se intercala en el abietal de algunas montañas de la Cordillera Neovolcánica) y a *Abies religiosa*, respectivamente. En el macizo Popocatepetl — Iztaccíhuatl falta, al parecer, *Pseudotsuga mucronata*.

Ahora bien, varios autores entre los que destacan Engler (1882), Hemsley (1886 — 1888) y Bray (1900) dan mucha importancia a la presencia de géneros autóctonos y andinos en la flora de las montañas de México, según Rzedowski, 1965. Parece, entonces, que la indudable relación de los pisos de la Cordillera con las asociaciones características de las montañas del oeste norteamericano que señala Miranda (*loc. cit.*) es más ecológica que florística, pues en realidad sólo parte de los géneros representados en la Cordillera están relacionados con los de los bosques pétreos subalpino y pétreo — montano; los elementos autóctonos y los que presentan afinidades andinas, modifican profundamente la composición florística de dichos pisos en la Cordillera Neovolcánica.

El piso de *Quercus* y bosque alto de esquamifolios de la ladera occidental del Popocatepetl tiene ciertas afinidades boreales; pero, como en el caso anterior, existen en él muchos elementos autóctonos y andinos; además el encinar mismo, sobre todo en las laderas austral y oriental, no sólo es muy

³ Lo que Muller (1939) tomó por *Pinus flexilis* ha sido descrita como una especie diferente, relacionada con *P. cembroides*: *P. culmicola* Andresen y Beaman.

diverso en especies adaptadas a diferentes microclimas, sino que va acompañado, en relación también con el clima y con otros factores topográficos y edáficos, principalmente de elementos del más diverso origen, desde representantes del semidesierto templado, como *Agave* y *Nolina*, bromeliáceas, orquídeas y otras epifitas de marcadas afinidades tropicales hasta formas boreales características de las zonas templadas y húmedas sin contar las tropicales de montaña y las características de la depresión del Balsas que forman ecotono con él. Martin (1958) según Rzedowski (*loc. cit.*) dice que el gran número de especies de *Quercus* y *Pinus* en las montañas mexicanas, sugiere la existencia en ellas de un importante centro de radiación evolutiva.

El bosque mesófilo de montaña, intercalado en el piso de *Quercus* de las laderas austral y oriental del Popocatepetl y que se desarrolla exclusivamente en las barrancas más húmedas, se caracteriza por el predominio de elementos tropicales de montaña (sabiáceas, estiracáceas, araliáceas, simplocáceas, celastráceas, papaveráceas, onagráceas, mirsináceas, teáceas, lauráceas, etc.) entremezclados con algunos boreales como *Prunus*, *Garrya*, *Clethra*, *Ilex* y *Morus* y con otros, también de claras afinidades boreales, como *Alnus*, *Fraxinus*, *Carpinus*, *Ostrya*, etc., que se consideran como relictos de la flora arctoterciaria y que plantean hoy, por su distribución discontinua, un interesante problema fitogeográfico. El bosque mesófilo de montaña en la

ladera sur del macizo Popocatepetl — Itaccíhuatl es menos rico y exuberante que el que se desarrolla en la vertiente austral del macizo Zempoala-Huitzilac de los 2 200 a los 1 800 m de altitud en las barrancas con arroyos permanentes; en ambos macizos faltan varios de los géneros que caracterizan bosques semejantes en otras localidades de México, de Guatemala y del Este de los Estados Unidos; por ejemplo, no he visto ni *Tilia* ni *Liquidambar styraciflua* en el Popocatepetl y tampoco *Chiranthodendron*.

Leavenworth (1946) y Gentry (1942 y 1946) citan asociaciones semejantes, el primero en el Cerro Tancitaro en Michoacán y el segundo en Sonora y Sinaloa en la vertiente occidental de la Sierra Madre Oriental; piensa el último autor (1946) que esta mezcla de elementos boreales y neotropicales debe ser un resultado de los desplazamientos del frente polar durante las glaciaciones del Pleistoceno.

El piso de bosque tropoxerofítico, que en su límite superior puede mezclarse con elementos boreales, tiene un fuerte carácter tropical. La formación, como dice Miranda (1947), debe ser considerada como una tropoxerofitia tropical. La flora de la depresión del Balsas es rica en géneros y especies endémicos y en ella se encuentran representadas más especies de *Bursera* que en cualquier otra área. Una excelente discusión de la formación de burseras se encuentra en la tantas veces citada obra de Miranda (1947).

FAUNA Y RELACIONES FAUNÍSTICAS

I) MAMMALIA

a) Mamíferos de la Cordillera en conjunto

En la cordillera Neovolcánica, considerada como tal desde el punto de vista mera-

mente fisiográfico, según los patrones de distribución señalados por Hall y Kelson (1959), existen, sin contar a los Chiroptera, algo más de cien especies de mamíferos nativos; de ellas, sólo cuatro pertenecen al orden Marsupialia, una o quizá dos, al

orden Edentata, diez al orden Insectivora y cinco al de los Lagomorpha; en cambio, el orden Rodentia está representado por sesenta y cinco especies y el de los Carnivora por diecinueve; el orden más pobremente representado es el de los Artiodactyla, con sólo dos especies.

Sin embargo, si consideramos que el Volcán de San Martín, de sólo 2 000 m de altitud, queda separado del último macizo, oriental de la Cordillera por más de 200 Km de tierras bajas y que su fauna, de un marcado carácter neotropical, no presenta grandes afinidades con la de la masa más importante y central de la Cordillera y si, por otra parte, se toma en cuenta el hecho de que los extremos atlántico y pacífico de ésta encajan de modo tan profundo en las Sierras Madre Oriental y Madre Occidental respectivamente, que sus laderas marítimas lo son también de dichas sierras y que por ello muchos elementos característicos de ambas faunas serranas han sido citados de tales laderas, la fauna cordillera *sensu stricto* puede quedar reducida a sesenta y ocho especies; de ellas sólo una representa a cada uno de los órdenes Marsupialia, Edentata y Artiodactyla; cinco a los Insectivora y cuatro a los Lagomorpha; cuarenta y tres a los Rodentia y trece a los Carnivora.

Las especies características de la fauna de la Sierra Madre Oriental que penetra por el este y por el sur del Cofre de Perote y del Orizaba respectivamente, son *Sorex macrodon*, *Cryptotis micrura*, *Sciurus aureogaster*, *S. deppei*, *Microtus quasiater*, *Oryzomys alfaroi*, *Peromyscus leucopus*, *P. simulatus* y *P. furvus*; de ellos algunas, como *S. deppei* y *P. leucopus*, invaden con buen éxito las llanuras tropicales del Golfo. Otras especies, como *Cryptotis mexicana*, *Reithrodontomys mexicanus* y *Peromyscus mexicanus*, cuyas áreas de distribución tocan también el extremo oriental de la Cordillera, son menos características de la Sierra Madre Oriental. *Reithrodontomys*

mexicanus, por ejemplo, se extiende por ambos Sierras Madres hasta los 24° lat. N en la Oriental y hasta los 19° lat. N por la Occidental; ocupa la Sierra Madre del Sur y sigue por los Andes Centroamericanos hasta la región panameña del Chiriquí y deja sin colonizar, justamente, la Cordillera Neovolcánica propiamente dicha. *Peromyscus mexicanus* presenta un patrón de distribución semejante, pero no se extiende por la Sierra Madre Occidental, sino que algunas subespecies se han adaptado a las húmedas llanuras costeras de Veracruz y Tabasco, y otras llegan al sur de Costa Rica sin alcanzar el Chiriquí. *Cryptotis mexicana*, en cambio, existe en toda la mitad austral de la Sierra Madre Oriental, desde el Perote, más o menos, y se extiende por la Sierra Madre del Sur hasta Oaxaca y Guerrero, con la interesante particularidad de que en el extremo norte de la Sierra Madre Oriental vuelve a aparecer representada por una subespecie, *C. mexicana madreá*, que queda separada de las poblaciones del sur por más de quinientos kilómetros en línea recta y por el área de distribución de otra especie, *C. pergracilis*, conocida también de la Sierra Madre Occidental de poblaciones al parecer completamente aisladas de las orientales.

Las especies que caracterizan la fauna de la Sierra Madre Occidental y cuyas áreas de distribución llegan a cubrir parte del extremo occidental de la Cordillera, son *Sciurus nayaritensis*, *Reithrodontomys hirsutus* y *Pappogeomys bulleri*.

Las especies de distribución típicamente tropical que se encuentran en la base de la Cordillera y que sólo ocasionalmente llegan a altitudes superiores a 1 300 m son, entre otras, *Oryzomys couesi*, *O. fulvescens*, *Tylomys gymnurus*, *Nyctomys sumichrasti*, *Felis onca*, *F. pardalis*, *F. wiedii*, *F. yagouaroundi*, *Eira barbara*, *Galictis allamandi*, *Philander opossum*, *Marmosa mexicana* y *M. canescens*; algunas de éstas se extienden

sólo por las costas del Golfo de México; otras por ambas costas y a veces una especie es la que toca el extremo oriental de la Cordillera y otra relativamente cercana la que lo hace en el extremo occidental, como en el caso de *Marmosa mexicana* y *M. canescens* cuyas áreas de distribución sólo se superponen en parte en el sureste del país (Hall y Kelson, *loc. cit.*, mapas 6 y 7).

La base de la Cordillera que mira hacia la Depresión del Balsas y sus bajadas y puertos de los 1 500 a los 2 000 - 2 100 m de altitud son notablemente pobres en mamíferos (tanto en especies, como en número de individuos). Esto es debido a que muy pocas de las especies del piso montañoso tienen su límite de distribución altitudinal por debajo de los 2 200 m y a que sólo algunas de amplia distribución tropical, o restringidas a la Depresión del Balsas, llegan a alcanzar tal altitud; se constituye así una zona, franja o piso de pobreza faunística que en la parte central de la Cordillera coincide con la parte baja del piso de encinar, del encinar con madroños y que alcanza la cota superior del cuajotal donde, según las condiciones discutidas en el capítulo correspondiente, se encuentran los pinares más bajos y los ralos bosques de *Juniperus flaccida*.

Sólo en ciertas localidades este piso es rico en mamíferos, así en las barrancas con bosque mesófilo de montaña se encuentran mamíferos que normalmente viven a mayores altitudes y en los pedregales de basaltos de los 1 800 a los 2 100 m y aun otros, roedores y sus depredadores principalmente, que ocupan habitats semejantes hacia los 2 000 a 2 600 m en la base boreal de la Cordillera. Las especies más características de este piso son *Didelphis marsupialis*, *Dasyurus novemcinctus*, *Reithrodontomys fulvescens*, *Peromyscus bandeirani*, *P. difficilis*, *Baiomys musculus*, *Sciurus poliopus*, *Neotoma alleni*, *Sigmodon melanotis*, *S. hispidus*, *Pappogeomys me-*

rriami, *Liomys irroratus*, *Perognathus flavus*, *Lepus callotis*, *Lutra annectens*, *Procyon lotor*, *Nasua narica*, *Conepatus mesoleucus*, *Spilogale angustifrons*, *Felis concolor* y *Odocoileus virginianus*.

La base de la vertiente boreal de la Cordillera, entre los 2 000 y los 2 800 m de altitud, se distingue, en cambio por una variada y relativamente abundante fauna, algunas de cuyas especies no sólo habitan en las llanuras y lomeríos, sino que llegan a las zonas montana, subalpina y aun a la alpina. Son características de la base boreal de la Cordillera, las siguientes especies: *Didelphis marsupialis*, *Dasyurus novemcinctus*, *Sorex oreopolus*, *S. saussurei*, *Cryptotis soricina*, *Sylvilagus floridanus*, *Spermophilus variegatus*, *S. mexicanus*, *S. perotensis*, *Microtus mexicanus*, *Reithrodontomys megalotis*, *R. fulvescens*, *Peromyscus maniculatus*, *P. boylii*, *P. hylocetes*, *P. truei*, *P. difficilis*, *P. melanophrys*, *Baiomys taylori*, *Sigmodon melanotis*, *S. hispidus*, *Neotoma mexicana*, *Pappogeomys merriami*, *P. irolonis*, *P. tylosynus*, *P. gymnotus*, *Perognathus flavus*, *Dipodomys phillipsii*, *Liomys irroratus*, *Canis latrans*, *Urocyon cinereoargenteus*, *Mustela frenata*, *Lynx rufus*, *Bassariscus astutus*, *Taxidea taxus*, *Mephitis macroura* y *Spilogale angustifrons*.

De los 2 800 a los 4 000 m o más, la fauna está constituida, en primer lugar, por especies representadas en la base de la vertiente boreal y en segundo término por especies más estrictamente cordilleranas, muchas de las cuales son endémicas y exclusivas. Las especies de la base que suben por la montaña, pero sin alcanzar normalmente los 3 000 m de altitud, son *Spermophilus variegatus*, *S. perotensis*, *Reithrodontomys megalotis*, *Peromyscus maniculatus*, *P. boylii*, *P. melanophrys*, *Urocyon cinereoargenteus*, *Bassariscus astutus*, y *Spilogale angustifrons*; las que llegan y aun sobrepasan dicha altitud son *Sorex saussurei*, *Sylvilagus floridanus*, *Mi-*

crotus mexicanus, *Reithrodontomys megalotis*, *Neotoma mexicana*, *Cratogeomys merriami*, *Canis latrans*, *Lynx rufus*, *Felis concolor*, *Mephitis macroura* y *Odocoileus virginianus*. A estas especies se suman, a mayores altitudes, las siguientes que caracterizan a la fauna de las partes altas de la Cordillera: *Sorex vagrans*, *Cryptotis alticola*, *Romerolagus diazi*, *Sylvilagus cunicularius*, *Sciurus nelsoni*, *Reithrodontomys chrysopsis*, *R. sumichrasti*, *Peromyscus hylocetes*, *P. melanotis*, *P. bullatus*, *Sigmodon alticola*, *Neotomodon alstoni*, *Neotoma nelsoni* y *Thomomys umbrinus*. De algunos geómidos, como *Zygoeomys trichopus*, *Pappogeomys perotensis*, *P. neglectus*, *P. angustirostris*, *P. gymnurus* y *Ortogeomys fulvescens*, de típica distribución cordillerana, faltan datos sobre su distribución altitudinal.

Baker (1963) reduce a cuarenta y dos las especies de mamíferos de la Cordillera. De ellas, considera sólo siete especies monotípicas a saber, *Cryptotis alticola*, *Romerolagus diazi*, *Pappogeomys angustirostris*, *C. neglectus*, *Peromyscus melanotis* y *Sigmodon vulcani*; todas ellas, con excepción de *P. melanotis*, son exclusivas de la Cordillera. Considera, en cambio, cuatro politípicas también exclusivas, que son *Sciurus nelsoni*, *Zygoeomys trichopus*, *Reithrodontomys chrysopsis* y *Neotomodon alstoni* y el resto, para él treinta y una, politípicas no exclusivas. En este trabajo no se comprenden dentro de la fauna cordillerana algunas de las especies que Baker señala para ella y en cambio, añadimos varias que él no considera en sus listas; sin embargo, sus cifras dan idea de la proporción de especies politípicas en relación con las monotípicas en la Cordillera, en opinión de los mastozoólogos.

b) Patrones generales de distribución

Las áreas de distribución de la mayoría de los mamíferos de la Cordillera, frente a la depresión del Río Balsas, pueden

ajustarse a ocho tipos o patrones fundamentales (independientemente de los patrones de distribución cliserial) de los que seis corresponden a especies con afinidades faunísticas y horofaunísticas boreales y dos a especies con afinidades faunísticas neotropicales (Cuadro Núm. 1).

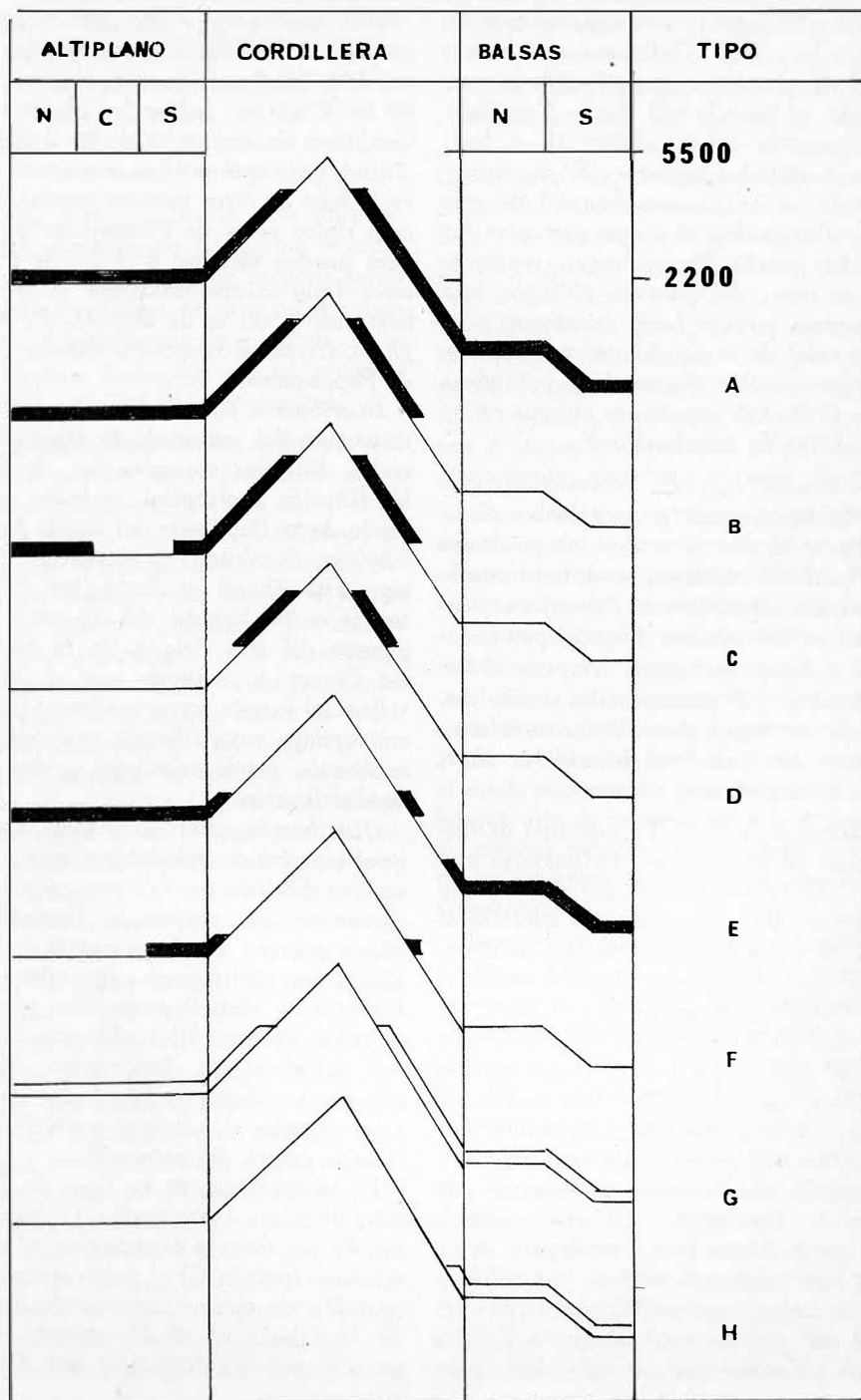
Distribución tipo A Es el tipo de la más extensa y católica distribución, como la que presenta *Felis concolor*, *Canis latrans*, *Urocyon cinereoargenteus*, *Mustela frenata*, *Mephitis macroura*, *Bassariscus astutus*, *Sylvilagus floridanus* y *Odocoileus virginianus*, que se extienden desde el norte del Altiplano o aun más allá, cubren la Cordillera hasta los pisos alpinos y descienden hasta el fondo de la Depresión del Balsas al cual incluso sobrepasan más o menos ampliamente.

Distribución tipo B. Los mamíferos que, como *Microtus mexicanus*, siguen este patrón de distribución, ocupan prácticamente todo el Altiplano, ascienden por la Cordillera a veces hasta la zona alpina y tienen su límite austral hacia los 2 000 m de altitud en la vertiente boreal del Balsas, son *Sorex saussurei*, *Lynx rufus*, *Spermophilus variegatus*, *Sciurus oculatus*, *Reithrodontomys megalotis*, *Peromyscus maniculatus*, *P. melanotis*, *P. boylii* y *Neotoma mexicana*. Algunas de estas especies, como *Lynx rufus*, que no descienden a la Depresión del Balsas, vuelven a estar representadas al sur de los macizos montañosos oaxaqueños; por otra parte, las áreas de distribución de *P. maniculatus* y *P. melanotis* merecen ser revisadas pues, por lo menos en el macizo Popocatephtl Iztaccihuatl, *P. maniculatus* no aparece ascender más allá de los 2 750 a 2 800 m en tanto que *P. melanotis*, que llega a la tundra alpina, no parece encontrarse por debajo de los 2 800 m donde es substituido por la primera especie.

Distribución tipo C. Es este un tipo de distribución discontinua o relictual muy particular e interesante que caracteriza la

CUADRO 1

SECCIÓN N-S ESQUEMÁTICA DE LOS PRINCIPALES TIPOS DE DISTRIBUCIÓN
DE LOS MAMÍFEROS DE LA CORDILLERA NEOVOLCÁNICA



de *Sorex vagrans*. En este caso, como en los de *Spermophilus mexicanus*, *Dipodomys phillipsi* y *Thomomys umbrinus*, el área de distribución mayor se interrumpe en el centro del Altiplano y reaparece aislada a lo largo de la base boreal de la Cordillera (*S. mexicanus* y *D. phillipsii*) o bien avanza a altitudes mayores (*S. vagrans* y *Th. umbrinus*). Un caso especial de este tipo de distribución es el que presentan las tuzas del género *Pappogeomys*, representadas al norte del paralelo 23° por una sola especie politípica, *P. castanops* y al sur, al nivel de la Cordillera, por más de diez especies casi todas también politípicas y que, al nivel de especie, se ajustan mejor quizá al tipo de distribución F.

Distribución tipo D. *Neotomodon*, con una sola especie politípica exclusiva de la Cordillera, *N. alstoni*, ocupa los pastizales desde los 2 800 - 2 850 m de altitud hasta la zona alpina asociado con *Peromyscus melanotis*; en los macizos Popocatepetl-Iztaccíhuatl y Zempoala-Ajusco, comparte el habitat también con otras especies endémicas, como *Romerolagus diazi*, *Sciurus nelsoni*, *Cryptotis alticola*, *Reithrodontomys chrysopsis*, *R. sumichrasti*, etcétera.

Distribución tipo E. En este tipo de distribución, como es el caso en *Baiomys taylori*, la especie se extiende por el Altiplano y asciende sólo en las zonas de lomeríos al pie de la vertiente boreal de la Cordillera. A veces otra especie o subespecie muy cercana (*Baiomys musculus* por ejemplo) se encuentra en las partes altas de la Depresión del Balsas, pero no asciende por la Cordillera más de 1 900 - 2 000 metros de altitud; *Sciurus poliopus*, *Sigmodon hispidus*, *Peromyscus truei*, *Liomys irroratus* y *Perognathus flavus* siguen típicamente este patrón de distribución. Un caso especial, en el que la forma boreal no llega a alcanzar la base también boreal de la Cordillera es el de *Lutra*, representada del Balsas hacia el sur por *L. annectens* y en Estados Unidos y Canadá por *L. canadensis*; para

el área que nos ocupa este tipo de distribución puede asimilarse mejor quizá al H.

Distribución tipo F. Se trata en este caso de áreas de distribución restringidas al sur del Altiplano y que pueden, sin ir más allá de los 2 500 m, rodear los macizos de la Cordillera sin descender de los 2 000 m de altitud, pero que pueden reaparecer al sur en la base de otros macizos montañosos; el caso típico es el de *Peromyscus difficilis*, pero pueden sumarse a él los de *P. hylocetes* (que excepcionalmente se encuentra hasta los 3 000 m de altitud), *P. melanophrys*, *Cryptotis soricina* y algunas especies de *Pappogeomys*.

Distribución tipo G. Este tipo es la contrapartida del patrón A de afinidades boreales. *Dasyus novemcinctus*, de indudable filiación neotropical, asciende desde el fondo de la Depresión del Balsas hasta los 3 500 m de altitud en el macizo Popocatepetl-Iztaccíhuatl y hasta los 3 000 al menos en las bajadas del Ajusco y en los puertos del Río Frío y de la Sierra de las Cruces, se extiende por el Altiplano y llega al sureste estadounidense. *Didelphis marsupialis*, cuya filiación neotropical hoy se discute, puede asimilarse a este patrón de distribución.

Distribución tipo H. *Nasua narica* y otras especies de indudable y más o menos antigua filiación boreal, pero adaptadas a climas cálidos, ocupan la Depresión del Balsas y llegan a la base austral de la Cordillera sin sobrepasar generalmente los 1 600 m de altitud; entre ellas son características *Spermophilus adocetus*, *Peromyscus perfervus*, *P. banderanus*, *Neotoma allenii* y en cierto sentido *Lutra annectens* y las especies y subespecies del Balsas colocadas dentro del patrón E.

La comparación de los tipos de distribución descritos (ver cuadro 1) hace resaltar, de una manera esquemática, el carácter relictual (patrón C) y paleoendémico (patrón D) de ciertos importantes elementos de la fauna; el establecimiento de una zona de pobreza faunística por debajo de

los 2 200 m de altitud en la vertiente sur de la Cordillera a lo largo de la Depresión del Balsas y también como, hasta cierto punto, la distribución altitudinal de los mamíferos resulta ser una modalidad del tipo de distribución latitudinal; sin embargo, la distribución cliserial es tratada, en este trabajo, de una manera independiente.

Por otra parte, dentro de estos tipos generales de distribución latitudinal o continental, descritos al nivel de especies, sería interesante considerar otros a nivel subespecífico exclusivamente; sin embargo, no es posible todavía decir más que las generalidades que a continuación se exponen:

La Cordillera, como se ha dicho ya, está constituida por una serie de macizos en su mayoría orientados de norte a sur y entre los cuales o bien desciende el altiplano en bajadas más o menos suaves hacia la Depresión del Balsas, como sucede a ambos lados —oriental y occidental— del macizo Popocatepetl-Iztaccíhuatl, o se constituyen puertos relativamente altos y de pendientes pronunciadas como sucede entre los macizos Ajusco-Zempoala y Tres Cumbres-Chichinautzin-Cuautzin. El relativo aislamiento de los diferentes macizos entre sí es descrito por Baker (1963) como una "...series of highlands, featuring disjunct, lofty volcanic peaks..." y señala además que "not all boreal areas are continuous through this east-west mountainous chain; consequently, many mammals have disjunct distributions". Aparentemente este hecho, unido al de la gran extensión de la Cordillera (unos 900 km de longitud) ha facilitado por una parte, la notable restricción del área de distribución de muchas especies y por otra los procesos de sub-especiación. Las faunas del Cofre de Perote y del Volcán de Colima difieren no sólo al nivel subespecífico, sino que varias especies son conocidas sólo de uno u otro extremo y lo mismo puede decirse de la porción central de la Cordillera, más homogénea, pero en la que muchas especies están a su vez re-

presentadas por varias subespecies como se ha dicho ya en el capítulo que se refiere a los mamíferos de la Cordillera en conjunto.

Desde 1950 hasta la fecha, se han venido sumando pruebas de que varias especies de Siphonaptera, sobre todo de los géneros *Ctenophthalmus*, *Strepsylla*, *Pleochaetis* y *Jellisonia*, están representadas en la Cordillera por diferentes subespecies; sin embargo, no es posible todavía obtener conclusiones a este nivel y queda abierta a la investigación la posible correlación entre la subespeciación de los sifonápteros y el grado de aislamiento y subespeciación de sus huéspedes, problema, este último, que por sí mismo merece, a mi juicio, independientemente, una total revisión de fondo.

Si se sobrepone el espectro faunístico al vegetal y florístico descrito previamente, se hacen aparentes varios hechos entre los cuales es de interés señalar los siguientes referidos a la Cordillera en conjunto:

1) En la vertiente boreal la composición de la fauna cambia notablemente hacia los 2 700-2 800 m de altitud, de tal modo que el límite superior del piso de *Quercus* y del bosque alto de escuamifolios lo es también de muchas especies de mamíferos del Altiplano, así como el inferior de muchas cordilleranas.

2) En la vertiente austral, entre los 1 500 y 2 100 m de altitud, se establece una zona o franja de pobreza faunística que queda enmarcada, en general, entre el piso superior de las formaciones tropicales del Balsas (cuajotal) y la cota de los 2 100 m en pleno piso de *Quercus*.

3) Por encima de los 2 200 m de altitud, la cordillera sostiene una flora cuyos elementos arbóreos tienen en general afinidades eminentemente boreales, pero en la que muchos componentes arbustivos y herbáceos o son autóctonos o tienen claras relaciones con la flora andina. La fauna, en cambio, de marcada filiación boreal.

está relacionada con la fauna del oeste norteamericano.

4) En la vertiente austral la Cordillera, por debajo de los 2 200 y 1 800, hasta los 1 600 m de altitud, sostiene una flora en la que se mezclan elementos boreales, autóctonos y neotropicales, pero que más abajo aun es eminentemente neotropical; sin embargo, la fauna mastozoológica es, en todos los pisos, predominantemente neártica aunque con un número algo mayor de elementos (trece especies por lo menos) de amplia distribución tropical que en la vertiente boreal de la Cordillera y que en el Altiplano (dos y cinco especies, respectivamente). Aplicado este hecho a la Depresión del Balsas, se le puede considerar como neártica si sólo se toma en cuenta su fauna de mamíferos, pero si se consideran otros grupos de vertebrados —cuyo análisis sale fuera de la índole de este trabajo— y aun el carácter de su flora, toda la cuenca, de los 2 200 · 1 100 m hacia abajo, puede considerarse desde el punto de vista zoogeográfico y aun biogeográfico si se quiere, como la porción más amplia e importante de la Zona de Transición entre las dos grandes Regiones Neártica y Neotropical. Este criterio es aun reforzado por las conclusiones de tipo parasitológico que es posible obtener sobre hechos de distribución y asociación a sus huéspedes, de los Siphonaptera de la base austral de la Cordillera conocidos hasta ahora.

c) *Relaciones faunísticas de los mamíferos de la Cordillera*

En la fauna mastozoológica de la Cordillera Neovolcánica es posible distinguir cuatro grupos de diferente filiación faunística: I) géneros de amplia distribución holártica; II) géneros sólo representados en la Región Neártica, pero incluidos en familias con representantes paleárticos y aun sudamericanos; III) géneros incluidos en familias exclusivamente norteamericanas (o con muy escasos representantes en Sudamé-

rica) y IV) géneros de familias de amplia distribución neotropical. (Cuadro Núm. 2.)

Considerada la Cordillera en el sentido más amplio, como entidad fisiográfica *in extenso*, las especies pertenecientes a géneros de amplia distribución holártica sumarían veintisiete; las incluidas en géneros sólo representados en la Región Neártica, pero pertenecientes a familias con representantes paleárticos y neotropicales, serían cincuenta y nueve; las pertenecientes a géneros y familias exclusivamente norteamericanas, o con muy raros representantes sudamericanos, llegarán a diez y ocho y sólo a cinco las pertenecientes a géneros y familias de amplia distribución neotropical. Pero considerada la Cordillera con el criterio expresado en el capítulo anterior y adoptado en este trabajo, tales cifras se reducen a diez y siete, veinte, catorce y dos, respectivamente. De acuerdo con el criterio de Baker (*loc. cit.*) las cifras serían aún más pequeñas.

Lo anterior indica que la fauna de la Cordillera tiene fundamentalmente afinidades boreales en las que el elemento neártico a nivel de especie predomina sobre el neotropical que es notablemente exiguo. De acuerdo con Darlington (1957) y Simpson (1943, 1945 y 1947) los cuatro grupos de afinidades faunísticas mencionados deben ser expresión actual de cuatro épocas o etapas sucesivas de invasión y radiación de fauna de las cuales la más moderna está representada por aquellos géneros de amplia distribución holártica; la inmediata anterior por los géneros norteamericanos de familias también holárticas y las más antiguas por los géneros de familias exclusivamente neárticas por una parte y por otra los de amplia distribución neotropical cuya presencia en Norteamérica debe datar de fines del Terciario. En principio es válido esperar una comprobación de esta teoría en la composición y afinidades de la fauna ectoparasitaria de los cuatro grupos faunísticos mencionados.

está relacionada con la fauna del oeste norteamericano.

4) En la vertiente austral la Cordillera, por debajo de los 2 200 y 1 800, hasta los 1 600 m de altitud, sostiene una flora en la que se mezclan elementos boreales, autóctonos y neotropicales, pero que más abajo aun es eminentemente neotropical; sin embargo, la fauna mastozoológica es, en todos los pisos, predominantemente neártica aunque con un número algo mayor de elementos (trece especies por lo menos) de amplia distribución tropical que en la vertiente boreal de la Cordillera y que en el Altiplano (dos y cinco especies, respectivamente). Aplicado este hecho a la Depresión del Balsas, se le puede considerar como neártica si sólo se toma en cuenta su fauna de mamíferos, pero si se consideran otros grupos de vertebrados —cuyo análisis sale fuera de la índole de este trabajo— y aun el carácter de su flora, toda la cuenca, de los 2 200 - 1 100 m hacia abajo, puede considerarse desde el punto de vista zoogeográfico y aun biogeográfico si se quiere, como la porción más amplia e importante de la Zona de Transición entre las dos grandes Regiones Neártica y Neotropical. Este criterio es aun reforzado por las conclusiones de tipo parasitológico que es posible obtener sobre hechos de distribución y asociación a sus huéspedes, de los Siphonaptera de la base austral de la Cordillera conocidos hasta ahora.

c) *Relaciones faunísticas de los mamíferos de la Cordillera*

En la fauna mastozoológica de la Cordillera Neovolcánica es posible distinguir cuatro grupos de diferente filiación faunística: I) géneros de amplia distribución holártica; II) géneros sólo representados en la Región Neártica, pero incluidos en familias con representantes paleárticos y aun sudamericanos; III) géneros incluidos en familias exclusivamente norteamericanas (o con muy escasos representantes en Sudamé-

rica) y IV) géneros de familias de amplia distribución neotropical. (Cuadro Núm. 2.)

Considerada la Cordillera en el sentido más amplio, como entidad fisiográfica *in extenso*, las especies pertenecientes a géneros de amplia distribución holártica sumarian veintisiete; las incluidas en géneros sólo representados en la Región Neártica, pero pertenecientes a familias con representantes paleárticos y neotropicales, serían cincuenta y nueve; las pertenecientes a géneros y familias exclusivamente norteamericanas, o con muy raros representantes sudamericanos, llegarán a diez y ocho y sólo a cinco las pertenecientes a géneros y familias de amplia distribución neotropical. Pero considerada la Cordillera con el criterio expresado en el capítulo anterior y adoptado en este trabajo, tales cifras se reducen a diez y siete, veinte, catorce y dos, respectivamente. De acuerdo con el criterio de Baker (*loc. cit.*) las cifras serían aún más pequeñas.

Lo anterior indica que la fauna de la Cordillera tiene fundamentalmente afinidades boreales en las que el elemento neártico a nivel de especie predomina sobre el neotropical que es notablemente exiguo. De acuerdo con Darlington (1957) y Simpson (1943, 1945 y 1947) los cuatro grupos de afinidades faunísticas mencionados deben ser expresión actual de cuatro épocas o etapas sucesivas de invasión y radiación de fauna de las cuales la más moderna está representada por aquellos géneros de amplia distribución holártica; la inmediata anterior por los géneros norteamericanos de familias también holárticas y las más antiguas por los géneros de familias exclusivamente neárticas por una parte y por otra los de amplia distribución neotropical cuya presencia en Norteamérica debe datar de fines del Terciario. En principio es válido esperar una comprobación de esta teoría en la composición y afinidades de la fauna ectoparasitaria de los cuatro grupos faunísticos mencionados.

CUADRO 2

Afinidades faunísticas de los géneros de mamíferos representados en la Cordillera Neovolcánica. I. Géneros de amplia distribución holártica. II. Géneros de la Región Neártica, de familias con representantes paleárticos y neotropicales. III. Géneros de familias exclusivamente norteamericanas o con pocos representantes sudamericanos. IV. Géneros incluidos en familias de amplia distribución neotropical, pero que invaden gran parte de Norteamérica. Las cifras entre paréntesis indican número de especies.

<i>Familia</i>	<i>I</i>	<i>II</i>	<i>III</i>
SORICIDAE	Sorex (3)	Cryptotis (2)	
LEPORIDAE	Lepus (1)	Romerolagus (1) Sylvilagus (2)	
SCIURIDAE	Spermophilus (3) Sciurus (2)		
CRICETIDAE	Microtus (1)	Baiomys (2) Sigmodon (4) Neotomodon (1) Neotoma (3) Reithrodontomys (4) Peromyscus (9)	
GEOMYIDAE			Ortogeomys (1) Thomomys (1) Zygoeomys (1) Pappogeomys (8)
HETEROMYIDAE			Perognathus (1) Liomys (1) Dipodomys (1)
CANIDAE	Canis (1)	Urocyon (1)	
FELIDAE	Felis (1) Lynx (1)		
PROCYONIDAE		Bassariscus (1) Nasua (1) Procyon (1)	
MUSTELIDAE	Mustela (1) Lutra (1)	Taxidea (1) Spilogale (1) Mephitis (1) Conepatus (1)	
CERVIDAE	Odocoileus (1)		<i>IV</i>
DIDELPHIDAE			Didelphis (1)
DASYPODIDAE			Dasyopus (1)

La fauna cordillerana tiene un marcado carácter relictual. Esto se ha aseverado, desde hace tiempo, sobre la base de la existencia de sus numerosas especies que muestran un tipo de distribución discontinua. Por otra parte, es notable la presencia de géneros y especies endémicos (paleoendémicos) como *Romerolagus* y *Neotomodon*; sin embargo, hasta ahora no se ha analizado profundamente la significación que tienen las especies relicto. El análisis de los patrones de distribución de tales especies podría decir mucho acerca de las últimas etapas de su historia y también algo quizás acerca de la historia y evolución de los Siphonaptera que las parasitan. Halfpter (1964) al comentar el interesante trabajo de Burt (1949) señala, como conclusiones derivadas del análisis faunístico contenido en él que "...las montañas y el altiplano presentan un gran número de endemismos mexicanos. Se trata, sin duda, de áreas que han tenido un importante papel como centro diversificador de fauna..." y que "...en las montañas y en el altiplano se encuentran relictos de claras afinidades nórdicas, separados del área actual (sic) de distribución por muchos miles de kilómetros."

d) Los mamíferos del Volcán Popocatepetl

Los mamíferos del Popocatepetl (ver Apéndice Núm. 1 y Cuadro Núm. 3) son relativamente bien conocidos, sin embargo, existen varios problemas por dilucidar desde el punto de vista taxonómico y muchos más relacionados con la ecología y ciclos biológicos de las veintisiete o más especies que en él habitan. Uno de los hechos más notables es la estratificación de la fauna en pisos. Aunque este hecho se discute más ampliamente en el capítulo referente a Siphonaptera y en relación con los patrones de distribución de estos parásitos, resulta conveniente describir ya la fauna mastozoológica en términos de distribución cliserial, aunque incluso los mé-

todos para establecerla se describan, también, más adelante. En el Popocatepetl, los mamíferos se distribuyen en cuatro pisos, denominados M₁ a M₄ de diferente composición faunística entre las cotas de altitud que a continuación se indican:

Piso M₁: En la base de la vertiente occidental del volcán, entre los 2 400 y los 2 850 m de altitud viven *Didelphis marsupialis*, *Dasyus novemcinctus*, *Sorex saussurei*, *Sylvilagus floridanus*, *Spermophilus variegatus*, *S. mexicanus*, *Pappogeomys merriami*, *Reithrodontomys megalotis*, *Peromyscus maniculatus*, *Neotoma mexicana*, *Microtus mexicanus*, *Canis latrans*, *Lynx rufus*, *Bassariscus astutus*, *Mustela frenata*, *Mephitis macroura* y *Conepatus mesoleucus*; de ellas, *D. marsupialis*, *S. mexicanus*, *B. astutus*, *C. mesoleucus* y *Mustela frenata* son notablemente más abundantes hacia los 2 400 m y aun menos, que a mayores altitudes; así mismo, es interesante el hecho de que *Spermophilus variegatus* es raro en esta zona del Popocatepetl, quizá por la falta de pedregales de basaltos que en la Cordillera son su habitat preferido; también es notable la ausencia de *Peromyscus truei* quizá por la misma razón. En cambio, en la base oriental hacia los 2 200 m de altitud, el pedregal de basaltos sostiene una muy abundante población de *Peromyscus difficilis* y una al parecer escasa de *P. maniculatus*. En estas mismas ladera y altitud son frecuentes *Pappogeomys* sp., *Sylvilagus floridanus*, *Lepus callotis*, *Bassariscus astutus* y *Canis latrans*.

Piso M₂: De los 2 850 hasta los 3 950 m se encuentran los habitats de *Sorex vagrans*, *Cryptotis alticola*, *Romerolagus diazi*, *Sylvilagus cunicularius*, *Sciurus nelsoni*, *Thomomys umbrinus*, *Reithrodontomys chrysopsis*, *Peromyscus melanotis*, *P. hylocetes* y *Neotomodon alstoni*; pero de las especies de la base, *Sorex saussurei*, *Sylvilagus floridanus*, *Pappogeomys merriami*, *Reithrodontomys megalotis*, *Neotoma mexicana*, *Microtus mexicanus*, *Canis la-*

trans, *Lynx rufus* y *Mephitis macroura* llegan también a los 3 950 m de altitud y a veces los sobrepasan.

Pisos M_3 y M_4 : Como M_3 , de los 3 950 m a los 4 250 m de altitud se constituye por simple sustracción de formas del piso M_2 y a su vez el M_4 por ausencia de especies de M_3 más allá de los 4 250 m de altitud, se estima que quizá podrían formar uno solo que, de todos modos, no tendría la misma significación que M_1 y M_2 . Forman el piso M_3 , *Sorex saussurei*, *Romerolagus diazi*, *Sylvilagus floridanus*, *Pappogeomys merriami*, *Peromyscus melanotis*, *Neotomodon alstoni* y *Microtus mexicanus*. Las últimas tres especies son las que forman el piso M_4 (Cuadros 3 y 8).

En las grandes barrancas, en las zonas subalpina y montana y en los bosques y claros subalpinos, sin caracterizar un piso determinado, son todavía frecuentes los ciervos de cola blanca, *Odocoileus virginianus* y aun existen pumas, *Felis concolor*, en las grandes barrancas de Nexpayantla y de Malacapaxco.

En total, la fauna del volcán comprende treinta y dos especies: un marsupial, un desdentado, dos (quizás tres) insectívoros, cuatro lagomorfos, seis roedores esciuromorfos, nueve roedores miomorfos, ocho carnívoros y un artiodáctilo (ver apéndice 1).

II) SIPHONAPTERA

a) *Los Siphonaptera de la Cordillera Neovolcánica en general y del Volcán Popocatepetl en particular*

La fauna del extremo sur del Altiplano, pero sobre todo la cordillerana propiamente dicha, forma, por lo que a los sifonápteros hace, un conjunto especial cuyos elementos, fuera de la Cordillera Neovoleánica, sólo se encuentran representados parcialmente en algunos aislados y elevados

macizos montañosos. Así, entremezclados con algunas formas de la fauna oriental estadounidense, varias de la neovolcaniense se encuentran representadas por diferentes subespecies en el Cerro Potosí, en Nuevo León, mediante un hiato de varios centenares de kilómetros. Por lo menos dos, *Pleochaetis asetis* Traub y *P. sibynus* Jordan, llegan a Nuevo México y Arizona, respectivamente, y muy pocas, también, han sido citadas de algunas localidades de las Sierras Madres Oriental y del Sur, en las que la composición faunística es en conjunto muy diferente.

Los hechos parecen demostrar que en cada gran macizo o alta montaña, además de las especies comunes a los otros macizos que forman la cordillera, se encuentran al menos una o dos especies exclusivas. Generalmente dichas especies características se encuentran asociadas a mamíferos cuya distribución es notablemente discontinua: tal parece ser el caso de *Foxella hoogstraali* Traub, 1950, que parasita a *Zygogeomys trichopus* Merriam y de *Ctenophthalmus expansus* Traub, 1950, que a pesar de haber sido descrita de *Reithrodontomys* es seguramente una especie que parasita sorícidos; ambas especies sólo han sido citadas del Cerro Tancítaro en Michoacán. Del Tancítaro, exclusivamente también, se conoce *Strepsylla fautini* Traub, 1950 y *S. martinezi* Traub y Barrera sólo de la zona nival del Popocatepetl. Sin embargo, otras especies no han sido citadas de varias de las localidades relativamente bien exploradas de la cordillera debido tan sólo a los azares de muestreo, tan importantes en las encuestas parasitológicas sobre todo cuando tanto el área como la fauna son relativamente extensas y variadas. Tal pudiera ser el caso de *Hystrichopsylla kris* Traub y Johnson, 1952 y de *Stenoponia ponera* Traub y Johnson 1952, especie esta última de muy amplia distribución que no ha sido colectada en el Popocatepetl lo mismo que la primera.

Mamíferos.—Capturas a diferentes altitudes en el volcán Popocatepetl. Las cruces significan observaciones o capturas realizadas; P, capturas en otras localidades de la Cordillera; las equis, datos tomados de la literatura. *Spermophilus m. mexicanus* ha sido sólo capturado a altitudes menores de los 2 400 m, por lo cual no aparece en el cuadro; esta especie es parasitada por *Pulex simulans* Baker y *Thrassis fatus* (Jordan). Aunque *Baiomys taylori* está citado del área, nuestras capturas fueron siempre hechas a altitudes menores de 2 400 m. *Baiomys* es siempre y casi exclusivamente parasitado por *Jellisonia ironsi* (Eads). *Sorex vagrans* también está citado en el área; no aparece en el cuadro por no haber sido capturado por nosotros.

MAMÍFERO	ALTITUDES	2 500	2 600	2 700	2 800	2 900	3 000	3 100	3 200	3 300	3 400	3 500	3 600	3 700	3 800	3 900	4 000	4 100	4 200	4 300	4 400
<i>Lepus callotis</i>		+																			
<i>Spermophilus v. variegatus</i>		+	<u>P</u>																		
<i>Peromyscus d. felipensis</i>		+	+	+																	
<i>Didelphis m. californica</i>		+	+	+																	
<i>Dasypus n. davisi</i>		+	+	+	+	?	?														
<i>Peromyscus m. labecula</i>		+	+	+	+	?	?														
<i>Reithrodontomys m. saturatus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	P	P	P	P	P	P	+					
<i>Neotoma m. torquata</i>		+	P	P	+	P	<u>P</u>	+	P	<u>P</u>	P	P	P	P	×	+	+				
<i>Pappogeomys m. merriami</i>		×	+	+	×	×	×	+	<u>P</u>	P	P	P	P	+	+	+	+	?			
<i>Sylvilagus f. orizabae</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Microtus m. mexicanus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sorex s. saussurei</i>				+	+	<u>P</u>	+	+	+	P	P	P	P	P	P	P	+				
<i>Sciurus n. hirtus</i>					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
<i>Sylvilagus c. cunicularius</i>					+	+	+	+	+	+	<u>P</u>	<u>P</u>	P	+	P	+	?	?			
<i>P. h. hylocetes</i>						+	+	+													
<i>Thomomys u. peregrinus</i>						+	+	+													
<i>Neotomodon a. alstoni</i>						×	×	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>P. melanotis</i>						?	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>R. ch. chrysopsis</i>							+	+	+	+	P	P	+	P	P	+					
<i>Romerolagus diazi</i>							×	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
<i>Cryptotis alticola</i>								+													
<i>Th. u. vulcanius</i>								×	+	+	+	+	+	+	+	+					

Al término y como parte de los resultados de este trabajo, se registran treinta y ocho especies de sifonápteros que parasitan a mamíferos en el volcán Popocatepetl; a saber, ocho pulcidos, trece histicopsílidos y diecisiete ceratofilidos. (ver apéndice Núm. 2). De ellos, sólo dos son especies parántrópicas: *Ctenocephalides felis* (Bouché) y *Echidnophaga gallinacea* (Westwood); las demás treinta y seis, son nativas y no parántrópicas (con excepción, quizá, de *Pulex simulans* Baker que o lo es o está en vías de serlo) y se encuentran asociadas a sus huéspedes como a continuación se indica.

b) *Los mamíferos del Popocatepetl como huéspedes de Siphonaptera*

Holland (1964) señala que, aparte de los que parasitan aves, los Siphonaptera están asociados a mamíferos de los órdenes Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Chiroptera, Edentata, Pholidota, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora, Hyracoidea y Artiodactyla y que, excepto registros ocasionales, no parecen estar regularmente asociados a Dermoptera, Primates, Tubulidentata, Proboscidea o Perissodactyla. Como posibles excepciones señala a *Vermipsylla alakurt* Schimkewitsch y a *Pulex alvarezii* Barrera que parasitan perisodáctilos; insiste también en que *Pulex irritans* L., la llamada pulga del hombre, es un parásito normal de artiodáctilos, especialmente Suidae, como lo es, podría agregarse, *Pulex porcinus* Wagner de los Tayassuidae en América del Norte que, ocasionalmente, puede parasitar otros artiodáctilos o a sus predadores. Añade el mismo autor (*loc. cit.*) que, en general, los mamíferos que viven en nidos, túneles, hoyos y cuevas, parte de su vida al menos, son huéspedes de sifonápteros, pero que hay muchas excepciones, entre ellas la de los mamíferos acuáticos que a veces construyen nidos.

En el macizo Popocatepetl-Iztaccihuatl y particularmente en el Popocatepetl, vi-

ven como se ha dicho, treinta y dos especies de mamíferos nativos que pertenecen a los órdenes Marsupialia, Edentata, Insectivora, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora y Artiodactyla, sin contar a los Chiroptera (Apéndice Núm. 1). De ella, en plan general, se puede decir lo siguiente como huéspedes de Siphonaptera:

Marsupialia. En América del Sur los marsupiales son parasitados por sifonápteros de los que son huéspedes primarios; en Centroamérica y México neotropicales pueden ser huéspedes primarios de los mismos sifonápteros sudamericanos, como *Adoraptosylla*, algunas especies de *Polygenis* y *Rhopalopsyllus*, etc., y en ocasiones de sifonápteros introducidos por el hombre como *Ctenocephalides felis* Bouché y *Echidnophaga gallinacea* Ollif. En los altiplanos y altas montañas de Centroamérica y del sur de México y de modo general, de la Cordillera Neovolcánica hacia el norte, el único marsupial adaptado a climas templados, *Didelphis marsupialis*, sólo es huésped de dichas especies parántrópicas y rara vez de *Pulex simulans* Baker. En aquellas zonas donde el Altiplano baja muy suavemente hacia el Balsas, entre los macizos de la Cordillera, como en la Cuenca del Tepalcatepec y en general en la región de los lagos de Jalisco y Michoacán, *D. marsupialis* es huésped ocasionalmente de *Polygenis martinez-baezi* Vargas, cuyo huésped primario es *Sigmodon hispidus*, reciente emigrado sudamericano pero cuyas relaciones filogenéticas son claramente neárticas. En el Popocatepetl el único sifonáptero asociado a *Didelphis* es *Ctenocephalides felis*; en las planicies de México y de Puebla y en la Alta Cuenca del Balsas, los tlacuaches son parasitados por esta especie y también por *E. gallinacea* Ollif.

Edentata. Varios ejemplares del único representante del orden en la Cordillera Neovolcánica, *Dasypus novemcinctus*, colectados en diversas localidades de los macizos montañosos del Ajusco, Zempoala y Las

CUADRO 4

SHIPHONAPTERA CAPTURADOS SOBRE LAGOMORFOS EN EL POPOCATÉPETL. EL NUMERADOR INDICA NÚMERO DE SIFONÁPTEROS CAPTURADOS SOBRE EL NÚMERO DE EJEMPLARES DEL HUÉSPED QUE SEÑALA EL DENOMINADOR

HUÉSPED PARASITO	<i>Romerolagus diazi</i>	<i>Sylvilagus floridanus</i>	<i>Sylvilagus cunicularius</i>	<i>Lepus callotis</i>
<i>Strepsylla taluna</i>	1/10	0/10	0/5	0/2
<i>S. mina</i>	1/10	0/10	0/5	0/2
<i>Strepsylla</i> sp. nov.	1/0	0/10	0/5	0/2
<i>Hoplosyllus pectinatus</i>	6/10	0/10	0/5	0/2
<i>H. g. affinis</i>	0/10	30/10	2/5	0/2
<i>Cediopsylla interrupta</i>	0/10	100/10	20/5	0/2
<i>C. simplex</i>	0/10	80/10	10/5	0/2
<i>C. tepolita</i>	9/10	0/10	0/5	0/2
<i>Echidnophaga gallinacea</i>	0/10	60/10	0/5	1/2
<i>Pulex simulans</i>	0/10	0/10	0/5	1/2
<i>Pleochaetis s. jordani</i>	1/10	0/10	0/5	0/2

Cruces y dos camas hechas de hojas de pino y *Alnus* recogidas de madrigueras a los 3 000 m de altitud en la ladera sudoccidental del Popocatepetl, no han tenido ningún ectoparásito. Al parecer *D. novemcinctus*, al invadir la Cordillera, no sólo ha perdido sus ectoparásitos sino que no parece ser huésped adecuado para ninguno de la fauna neovolcánica.

Insectivora. Representados por varias especies de *Sorex* y de *Cryptotis*, los insectívoros, no muy frecuentemente capturados en las líneas de trampas, deben guardar muchas sorpresas para el taxónomo. Sólo se conoce un sifonáptero. *Corrodopsylla curvata lira* Traub, que parasita consistentemente a *Sorex saussurei* en la Cordillera Neovolcánica. *Ctenophthalmus caballeroi*⁴

⁴ *Ctenophthalmus caballeroi* Barrera, *C. expansus* Traub y una nueva especie (Traub y Barrera in MS) parecen constituir un grupo natural asociado a musarañas.

Barrera ha sido colectado tanto sobre roedores como sobre sorícidos, pero es muy probable que los huéspedes principales sean estos últimos.

Con mucha frecuencia los sorícidos capturados no presentan sifonápteros, lo cual puede deberse a los hábitos fundamentalmente nidícolas de los ectoparásitos de este grupo asociados a ellos. A veces albergan accidentalmente algún ejemplar de las especies de *Pleochaetis* más abundantes en el área; pero los roedores huéspedes de *Pleochaetis*, nunca son parasitados por pulgas de insectívoros.

Lagomorpha. Las pulgas de los lagomorfos (Cuadro Núm. 4) son sumamente estenoxenas, si bien la seguramente muy antigua asociación con determinados predadores ha dado lugar a cierto grado de adaptación a éstos; así las dos especies de *Cediopsylla*, *C. simplex* (Baker) y *C. inequalis interrupta* Jordan, que parasitan a los conejos del género *Sylvilagus* en toda

la cordillera (y en el Popocatepetl en particular a *S. floridanus orizabae* y a *S. c. cunicularius*) pueden producir infestaciones masivas en *Lynx rufus* y convivir con *Ctenocephalides felis*; en cambio en otro importante predador, como lo es *Canis latrans*, las infestaciones de *Cediopsylla* no llegan a ser de tipo masivo, son poco frecuentes y son otros pulicidos los que mejor se adaptan a este huésped y que ni accidentalmente albergan los conejos del género *Sylvilagus*. Prácticamente lo mismo puede decirse de *Hoplopsyllus affinis* (Baker), muy frecuente en *S. f. orizabae* en la base boreal de la cordillera, que suele parasitar con frecuencia al linco, pero no al coyote. Las liebres *Lepus callotis*, muy abundantes en la base austral del volcán, no son huéspedes primarios de sifonáptero alguno y lo son sólo accidentalmente de *Pulex simulans* Baker. Este hecho puede deberse, en parte al menos, a que *L. callotis* como otras liebres, no hace túneles ni madrigueras.

La existencia de un lagomorfo restringido a las zonas montana y nival de la porción central de la Cordillera y que sin duda representa un relictos y un paleoendemismo dentro de su fauna, era extraordinariamente sugerente en cuanto a posibilidades de descubrir muy interesantes relaciones parasitológicas; en efecto, los esfuerzos realizados, nos hicieron posible constatar que el lagomorfo en cuestión, *Romerolagus diazi*, alberga dos sifonápteros específicos: *Hoplopsyllus pectinatus* Barrera y *Cediopsylla tepolita* Barrera y que se comporta no como huésped primario, sino accidental, de otras especies de *Cediopsylla* y *Hoplopsyllus* que parasitan a diferentes lagomorfos en la Cordillera y aun de otros sifonápteros característicos de los roedores más abundantes en el habitat: *Neotomodon alstoni*, *Peromyscus melanotis* y *Reithrodontomys chrysopsis*. En general los cinco sifonápteros característicos de los lagomorfos presentan en el área una oscilación poblacional muy notable a lo largo del año y son los

meses de julio a septiembre en los que el número de estos ectoparásitos en más alto.⁵

RODENTIA. De las treinta y seis especies de sifonápteros nativos conocidas del Popocatepetl, veintinueve tienen como huéspedes primarios a roedores: de ellas cinco ceratofilidos parasitan constantemente *Sciuromorpha* y doce histricopsilidos, once ceratofilidos y un leptopsilido viven sobre *Myomorpha* (Cuadros 5 y 6).

Las pulgas de los *Sciuromorpha* son también notablemente estenoxenas; de las que son parásitos de *Sciuridae*, *Diamanus montanus* (Baker) lo es exclusivamente de *Spermophilus variegatus* y representa en Norteamérica al género, como en Asia *Diamanus mandarinus* lo hace sobre otros *Spermophilus* (*Citellus*). *Orchopeas howardii bolivari* Barrera ha sido capturada en grandes números sobre *Glaucomyss volans* en Chiapas (Barrera, 1955) y en Guerrero (Traub, *in litt.*) y solo algunos ejemplares sobre *Sciurus nelsoni hirtus* en el Popocatepetl (Barrera (*loc. cit.*); este hecho me hace sospechar la presencia, hasta ahora no confirmada según creo, de *Glaucomyss* en el macizo Popocatepetl-Iztaccíhuatl. Dampf (1942) describió dos sifonápteros de sciúridos de la Cordillera Neovolcánica, *Opisodasys robustus mexicanus*, de *S. nelsoni* y *O. perotensis* de *Sciurus* sp.; la primera al menos es muy probable que exista en el macizo Popocatepetl-Iztaccíhuatl; asimismo, es probable que en la ladera sur del Popocatepetl exista *Opisodasys hollandi* Traub, 1947, capturado por mí y otros colectores en varias ocasiones (Barrera, 1953 y 1954 a) en la vertiente austral del macizo Ajusco-Zempoala-Huitzilac, sobre *Sciurus nelsoni* y *S. poliopus* hacia los 2 200 metros de altitud; *O. hollandi* es el parásito más consistentemente capturado sobre *S. poliopus* y sigue el área de distri-

⁵ Probablemente en correspondencia con el ciclo estral de los huéspedes (ver Rothschild, M. y B. Ford, 1964a y 1964b).

SIPHONAPTERA HYSTRICHOPSYLLIDAE CAPTURADOS SOBRE ROEDORES MIOMORFOS EN EL POPOCATÉPETL. EL NUMERADOR INDICA NÚMERO DE SIFONÁPTEROS CAPTURADOS SOBRE EL NÚMERO DE EJEMPLARES DEL HUÉSPED QUE SEÑALA EL DENOMINADOR

HUESPED PARASITO	<i>Microtus</i>	<i>Neotoma</i>	<i>Neotomodon</i>	<i>Peromyscus</i>		<i>Reithrodontomys</i>		
	<i>mexicanus</i>	<i>mexicana</i>	<i>alstoni</i>	<i>melanotis</i>	<i>difficilis</i>	<i>maniculatus</i>	<i>chrysopsys</i>	<i>megalotis</i>
<i>Athyphloceras tancitari</i>	0/150	0/18	6/85	8/188	3/40	0/45	0/35	0/20
<i>Hystrichopsylla orophila</i>	1/150	0/18	0/85	0/188	0/40	1/45	1/35	0/20
<i>Ctenophthalmus caballeroi</i>	2/150	0/18	0/85	0/188	0/40	0/45	1/35	0/20
<i>C. p. micropus</i>	525/150	0/18	0/85	0/188	0/40	0/45	1/35	0/20
<i>Catallagia sp.</i>	1/150	0/18	0/85	0/188	0/40	0/45	0/35	0/20
<i>Conorhinopsylla s.p.</i>	0/150	1/18	0/85	0/188	0/40	0/45	0/35	0/20
<i>Phallacropsylla nivalis</i>	0/150	2/18	0/85	2/188	0/40	0/45	0/35	0/20
<i>Rhadinopsylla aff. fraterna</i>	0/150	2/18	0/85	0/188	0/40	1/45	0/35	0/20
<i>Rh. mexicana</i>	1/150	0/18	0/85	0/188	0/40	0/45	0/35	0/20
<i>Strepsylla mina</i>	0/150	0/18	2/85	15/188	3/40	2/45	4/35	3/20
<i>S. taluna</i>	0/150	0/18	18/85	2/188	0/40	0/45	3/35	0/20
<i>S. martinezi</i>	0/150	0/18	30/85	13/188	0/40	2/45	0/35	0/20

CUADRO 6

SIPHONAPTERA CERATOPHYLLIDAE CAPTURADOS SOBRE ROEDORES MIOMORFOS EN EL POPOCATÉPETL. EL NUMERADOR INDICA NÚMERO DE SIFONAPTEROS CAPTURADOS SOBRE EL NÚMERO DE EJEMPLARES DEL HUÉSPED QUE SEÑALA EL DENOMINADOR

HUÉSPED PARÁSITO	<i>Microtus mexicanus</i>	<i>Neotoma mexicana</i>	<i>Neotomodon alstoni</i>	<i>Peromyscus melanotis</i>	<i>Peromyscus difficilis</i>	<i>maniculatus</i>	<i>Reithrodontomys chrysopsys</i>	<i>Reithrodontomys megalotis</i>
<i>Jellisonia klotsi</i>	0/150	0/18	0/85	0/188	0/40	0/45	1/35	2/20
<i>J. h. breviloba</i>	6/150	0/18	0/85	0/188	39/40	42/45	0/35	0/20
<i>Pleochaetis aztecus</i>	5/150	0/18	16/85	46/188	1/40	2/45	16/35	0/20
<i>P. asetius</i>	30/150	0/18	0/85	3/188	0/40	2/45	0/20	0/20
<i>P. mathesoni</i>	1/150	0/18	2/85	55/188	18/40	26/45	180/35	16/20
<i>P. mundus</i>	3/150	0/18	0/85	0/188	15/40	30/45	0/35	0/20
<i>P. paramundus</i>	2/150	0/18	29/85	30/188	0/40	1/45	5/35	2/20
<i>P. parus</i>	2/150	0/18	0/85	0/188	130/40	58/45	2/35	1/20
<i>P. s. jordani</i>	2/150	0/18	158/85	582/188	10/40	13/45	20/35	0/20
<i>Orchopeas neotomae</i>	0/150	60/18	0/85	0/188	0/40	0/45	0/35	0/20
<i>Peromyscopsylla h. adelpha</i>	0/150	0/18	0/85	2/188	19/40	2/45	0/35	0/20

bución de su huésped. Aunque nunca alcanza la zona montana propiamente dicha, *Spermophilus mexicanus* se distribuye al sur del Altiplano a lo largo de la vertiente boreal de la Cordillera y es parasitada por un sifonáptero que le es característico, *Thrassis fatus* Jordan, el cual sólo accidentalmente pasa a otros roedores (*Peromyscus* p. ej.). La única especie parásita de Heteromyidae citada del snr del Altiplano, casi en la base boreal del Orizaba y que muy probablemente se encuentra en la del Popocatepetl, es *Meringis altipecten* Traub y Hoff, 1951, especie que se extiende por las zonas áridas y semiáridas ocupadas por diferentes ratas canguro del género *Dipodomys* desde Nuevo México hasta Puebla. En fin, por lo que hace a las pulgas parásitas de Geomyidae, la estenoxenia es muy notable ya que sólo son ceratofilidos foxelinos los que los parasitan. En el Popocatepetl son tres las especies de estos sifonápteros ciegos los que están asociados a geómidos: *Dactylopsylla megasoma* Barrera, que vive sobre *Pappogeomys* y *Foxella macgregori* Barrera y *F. ignota* (Baker) que parasitan *Thomomys*.

Como se ve, en la Cordillera los Sciuromorpha en conjunto son parasitados principalmente por Ceratophyllidae ya que sólo un Histrichopsyllidae, un neopsilino (*Meringis altipecten*), parasita a un heterómido con gran frecuencia.

Los Myomorpha de la Cordillera pertenecen todos a una familia, Cricetidae y aun a la misma subfamilia, Cricetinae; sin embargo mantienen una fauna pulicinea más variada y numerosa que la de los demás mamíferos del área en conjunto. Además, las especies dominantes en todos los habitats pertenecen a un solo género, *Peromyscus*, que sólo muy localizadamente encuentran competencia importante con especies de otros géneros, como *Microtus*, *Neotomodon* y *Baiomys* pues *Reithrodontomys* y sobre todo *Neotoma*, ocupan, en poblaciones relativamente muy pequeñas, microhabitats no utilizados sino por excepción, por *Peromyscus*.

De las veinticuatro especies asociadas a los Myomorpha del Popocatepetl (Cuadros Núms. 5 y 6) dos ceratofilidos, *Kohlsia* sp. y *Jellisonia klotsi* Traub son muy raros; de *Kohlsia* sólo se conocen dos ejemplares, hembras, ambos colectados sobre *Peromyscus melanotis* en dos ocasiones diferentes en la misma localidad; sin embargo, como ésta queda situada en las cercanías del límite altitudinal de *P. melanotis*, es posible que ambas capturas representen una invasión marginal desde las porciones boscosas más bajas del volcán y por tanto no es posible llegar a conclusiones sobre el huésped. *J. klotsi* parece estar en un caso semejante aunque inverso; es decir, nuestros ejemplares parecen representar capturas marginales, pero de una invasión de las partes más altas de la montaña donde es frecuente *Reithrodontomys chrysopsis* que parece ser el huésped principal, de acuerdo con datos de otras localidades de la Cordillera, como el Cerro Tancitaro (ver Traub, 1950).

Entre los histricopsílidos, varios son los que, por diversas razones, entre las cuales destaca el hábito nidícola de muchos de ellos, se tienen aun como "especies raras". La mayor parte de estas especies poco frecuentes tienen como huéspedes a *Neotoma mexicana*, a *Microtus mexicanus* y a sorícidos. En general, las parásitos de *Neotoma* tienen un marcado carácter neártico; en la Sierra Nevada se han colectado sobre este huésped *Anomiopsyllus* sp. aff. *traubi*; *Conorhinopsylla* sp.; *Rhadinopsylla* c. f. *fraterna*; *Phallacropsylla nivalis* Traub y Barrera in MS y *Strepsylla* sp. nov. Traub y Barrera in MS, como especies raras y *Orchopeas neotomae* como el único ceratofilido dominante. Muy probablemente el examen de los nidos de *Neotoma* muestre algún día que no es *O. neotomae* la especie dominante y que los histricopsílidos ciegos lo sean, de modo estacional y en el nido mismo. *Neotoma mexicana*, en el área, sólo

habita y hace nido en pedregales, riscos y cortados rocosos.

De las dos especies de *Reithrodontomys* que viven en el volcán, *R. megalotis* parece no poseer sifonápteros específicos aunque *Pleochaetis mathesoni* Traub es la pulga más frecuentemente colectada sobre él. En cambio, dicho parásito tiene, sin lugar a dudas, como huésped preferente a *R. chrysopsis* como se puede ver en el cuadro Núm. 6. Ambas especies de *Reithrodontomys*, de todos modos, suele albergar sifonápteros cuyos huéspedes principales son claramente *Peromyscus*. Es interesante notar que *P. mathesoni* se encuentra en *Peromyscus melanotis* en una frecuencia tal, que de no compararse ésta con aquella con que parasita a *R. chrysopsis*, podría concluirse que *P. melanotis* fuera el huésped preferente.

Peromyscus melanotis es la especie dominante por encima de los 3 000 m de altitud; comparte el mismo habitat, los zacatonales de las zonas montana y nival, con *Neotomodon a. alstoni* y con excepción de *Pleochaetis mathesoni*, que no parasita a este último, la misma fauna pulicínea. Sin embargo, parece haber ciertas diferencias cuantitativas interesantes: *Strepsylla mina* Traub, *Pleochaetis aztecus* Barrera y *R. si-bynus jordani* Barrera tienen como huésped preferente a *P. melanotis*, en tanto que *Strepsylla taluna* Traub y Johnson; *Strepsylla martinezi* Traub y Barrera in MS y *Pleochaetis paramundus* Traub han sido colectados con mayor frecuencia sobre *Neotomodon*. De otras especies, como *Atyphloceras tancitari* Traub y Johnson y *Phallacropsylla nivalis*, es difícil obtener conclusiones respecto al huésped preferente por su escasa frecuencia, aunque es posible que *Phallacropsylla nivalis* sea un parásito de *Neotoma mexicana* que accidentalmente puede pasar a *P. melanotis* cuando este último habita en las cercanías de los cortados rocosos que frecuenta *Neotoma* en el área.

Peromyscus difficilis, en el límite inferior de su distribución altitudinal, es parasitado por las mismas especies que son características de *Peromyscus truei gratus* y de *Peromyscus maniculatus*, como son *Pleochaetis parus* Traub, *Jellisonia hayesi breviloba* Traub y *Pleochaetis mundus* Jordan y Rothschild; pero a altitudes mayores sus parásitos son una mezcla de los que caracterizan a los cricétidos de la zona montana como *Atyphloceras tancitari*, *Strepsylla mina*, *Pleochaetis aztecus*, *P. paramundus*, *P. s. jordani*, etc. Sólo de una especie, *Peromyscopsylla hesperomys adelpha* Rothschild, parece ser el huésped principal y únicamente entre los 2 600 y los 2 700 m de altitud.

Peromyscus maniculatus, entre los 2 200 y los 2 400 m es parasitado por *Jellisonia hayesi breviloba*, *Pleochaetis mundus*, y *Pleochaetis parus*; más allá de los 2 400 m de altitud, estras tres especies de sifonápteros desaparecen y *P. maniculatus* es parasitado por una heterogénea mezcla de sifonápteros que tienen como huéspedes principales a *Peromyscus melanotis*, a *Neotomodon alstoni* y aun a *Reithrodontomys chrysopsis*. Hasta el momento no es posible determinar si *P. maniculatus* posee o no un sifonáptero específico pues *Pleochaetis parus*, *P. mundus* y *Jellisonia h. breviloba* han sido colectados en gran número en *Peromyscus truei gratus* y en *Peromyscus difficilis* en las áreas en que éstos predominan. Por otra parte, *P. maniculatus* extiende su área de distribución en el continente desde Canadá hasta el sur de México y su fauna pulicínea cambia paulatinamente de norte a sur y muy bruscamente al este y al oeste del centésimo meridiano en Canadá y en los Estados Unidos de América.

Microtus m. mexicanus es una excepción en el sentido de que posee un sifonáptero extraordinariamente estenoxeno que sigue el mismo patrón de distribución que su

huésped, v. gr. *Ctenophthalmus pseudagrytes micropus* Traub; sin embargo, hacia los 3 000 m de altitud, otra especie, *Pleochaetis asetis* Traub, compite estacionalmente con *C. p. micropus* aunque exclusivamente en barrancas húmedas en el piso de *Abies religiosa*; más allá de los 4 000 m otras especies que parasitan a *Neotomodon* y *Peromyscus* han sido colectadas muy rara vez y una sola e interesante captura de *Catallagia* sp. indica sin lugar a dudas que la fauna nidícola tiene diferente composición en la zona nival. De las otras especies accidentalmente colectadas sobre este huésped en la zona montana, *Ctenophthalmus caballeri* como he dicho, parece proceder de musarañas: *Hystrichopsylla orophila* Barreira es posiblemente una especie que parasita *Peromyscus* de acuerdo con datos de otras localidades de la Cordillera (v. gr. Nevado de Toluca, Traub *in litt.*) y por último, de *Rhadinopsylla mexicana* Barrera todavía no es posible asegurar nada respecto de su asociación con un huésped determinado.

Carnivora y Artiodactyla. Las capturas de carnívoros, como ya se ha indicado, con alguna excepción fueron sólo ocasionales y muy escasas; los datos obtenidos de ellas pueden resumirse como sigue:

Canis latrans cagotis es muy abundante en el Paso de Cortés y en general en toda la zona nival del Popocatepetl; parece no abundar en la zona montana; pero vuelve a ser frecuente hacia los 2 500 m de altitud. Con la ayuda de los guardias forestales del puesto de vigilancia de Tlmacas se examinaron dos camadas cada una con dos cachorros recién nacidos, una en la parte más alta de la Barranca de Nexpayantla y la otra en la ladera oriental del Cerro Tlmacas. Del pelo de los cachorros y del material (tierra, zacatón y hojas secas de pino) que cubría el piso de las madrigueras se obtuvo, en ambos casos, una docena de ejemplares de *Pulex simulans*.

Bassariscus astutus es relativamente frecuente en el camino que lleva a Tlmacas

entre Amecameca y San Pedro Nexapa. Tres ejemplares, muertos por nuestros vehículos sobre dicho camino, fueron examinados. Sólo se colectaron sobre ellos dos especies paratropicas: *Ctenocephalides felis* (Bouché) y *Echidnophaga gallinacea* (Westwood).

Mustela frenata perotae es relativamente frecuente entre los 2 500 y los 3 000 m de altitud; dos ejemplares, muertos en dos diferentes ocasiones sobre la ruta antes mencionada por vehículos, cerca de San Pedro Nexapa, hacia los 2 600 m de altitud fueron examinados; de uno solo de ellos se recogieron tres ejemplares de *Pleochaetis parus*, especie que es muy frecuente en *Peromyscus truei gratus* en el Pedregal de San Angel, al sur de la ciudad de México y en *P. maniculatus* y *P. difficilis* en las estribaciones del Popocatepetl a la altitud mencionada.

Mephitis m. macroura fue capturado por trampeo en tres ocasiones, en octubre de 1950, en el bosque de Pinus por encima de la estación de Zumpango, entre los 3 100 y los 3 200 m de altitud. Ninguno de los tres ejemplares estaba parasitado por sifonápteros. En cambio, de una sola captura de la otra especie de mofeta o zorrillo, *Conepatus mesoleucus*, que sabemos ahora que llega a subir hasta los 2 800 m al menos por la ladera occidental del volcán, fue colectado un solo ejemplar de *Pleochaetis sibynus jordani*, parásito de *Peromyscus*.

Lynx rufus escuinapae es el carnívoro más abundante en la zona montana, sobre todo en los bosques de Pinus cercanos a barrancas o con afloramientos rocosos. El examen del material (tierra, pelo y zacate) de una madriguera construida debajo de un tronco caído, a unos 3 800 m de altitud en la ladera sudoriental del volcán y proporcionado por el personal de la estación de Tlmacas, se obtuvieron veinte ejemplares de *Cediopsylla interrupta*, uno de *C. simplex* y uno de *Ctenocephalides felis*. La composición de esta captura corres-

ponde a otra hecha también durante el otoño, en 1950, por D. W. Warner y por mí en el macizo montañoso de las Lagunas de Zempoala, en los límites del Estado de Morelos con el Estado de México, cerca de los 3 000 m de altitud.

Del único artiodáctilo que habita en el Popocatepetl, *Odocoileus virginianus* y de su depredador, *Felis concolor*, no existen capturas de ectoparásitos, sin embargo, nunca se han citado sifonápteros que les sean característicos en ninguna localidad de sus amplísimas áreas de distribución.

c) Patrones de distribución de los *Siphonaptera*

1) El patrón de distribución del huésped y su influencia sobre el de sus parásitos

De una manera general, los mamíferos de la Cordillera Neovolcánica, y ello es aplicable en particular al área estudiada, se distribuyen según cuatro pisos altitudinales independientemente, como se ha dicho ya de los patrones latitudinales en el capítulo anterior (Cuadro 4).

En cuanto a los patrones de distribución latitudinales, ningún sifonáptero del Popocatepetl se ajusta a los de los elementos australes, aunque una especie aun no colectada en las estribaciones de la vertiente sur del Popocatepetl, *Jellisonia* c.f. *J. bonia* Traub y Johnson, 1952, pero conocida de la vertiente austral del Chichinautzin, pudiera, de existir como es probable, también en el Popocatepetl, ajustarse al menos en parte, al patrón denominado *H*.

A los patrones de distribución de los elementos boreales se ajustan también muy pocos sifonápteros: la distribución de *Pulex simulans* Baker concuerda con el patrón *A* aunque es menester señalar que, en su conjunto, el género *Pulex* parece tener su centro de radiación y también de dispersión, en la América Central. Sólo tres es-

pecies, *Ctenophthalmus pseudagyrtes micropus* Traub, *Orchopeas neotomae* Auguston y *Diamanus montanus* (Baker) son extraordinariamente estenoxenas en mamíferos que siguen en su distribución el patrón *B*, pero para dichas tres especies el patrón que mejor les acomoda es el *C*. Tres especies, dos de ellas también muy estenoxenas, *Cediopsylla tepolita* Barrera, *Hoplopyllus pectinatus* Barrera y *Strepsylla* sp. nov. Traub y Barrera in *MS*, más eurixenas, se ajustan, como sus huéspedes, al patrón *D*; en cambio, con el mismo o muy semejante patrón de distribución, otras especies de sifonápteros, la mayoría incluso, no parasitan siempre a huéspedes cuya área de distribución se ajusta al patrón *D*, sino a los que, con el grado de eurixenia que muestran los cuadros 7 a 8, predominan en uno u otro habitat aun por fuera de los límites de la típica distribución *D*. Tal es el caso de *Atyphloceras tancitari* Traub y Johnson, *Hystrihopsylla orophila* Barrera, *Strepsylla mina* Traub, *S. taluna* T. y J., *Peromyscopsylla h. adelpha* (Rothschild), *Pleochaetis aztecas* Barrera, *P. mathesoni* Traub, *P. mathesoni* Traub, *P. s. jordani* Barrera, etcétera.

Las zonas de lomeríos no existen, en el caso del Popocatepetl, en su vertiente boreal y quedan tan alejadas de las vertientes occidental y oriental que prácticamente se está fuera del cono mismo de la montaña, en elevaciones independientes ya en el propio altiplano, cuando es posible constatar la presencia de especies, como *Jellisonia ironsi* (Eads), que siguen el patrón de distribución *E*; por ello, no quedan incluidas en la fauna del volcán propiamente dicho; en cambio, aquéllas que, aunque en escaso número, llegan a altitudes de 2 500 a 2 700 m y que son exclusivas del sur del altiplano, quedan bien comprendidas en el tipo de distribución *F*.

La falta de correspondencia entre los patrones de distribución latitudinal de los huéspedes y de sus correspondientes

SIPHONAPTERA DEL POPOCATÉPETL. CAPTURAS A DIFERENTES ALTITUDES EN EL VOLCÁN. LAS CRUCES SIGNIFICAN CAPTURAS REALIZADAS. P SIGNIFICA CAPTURAS A LA MISMA ALTITUD EN OTROS MACIZOS DE LA CORDILLERA NEOVOLCÁNICA. P SIGNIFICA PRESENCIA PROBABLE DADAS LAS ESTENOXENIA DEL PARÁSITO Y LA DISTRIBUCIÓN DE SU HUESPED

SIPHONAPTERA	ALTITUDES	2500	2600	2700	2800	2900	3000	3100	3200	3300	3400	3500	3600	3700	3800	3900	4000	4100	4200	4300	4400
<i>Diamanus montanus</i>	<u>P</u>	+																			
<i>Jellisonia h. breviloba</i>	+	+																			
<i>Pleochaetis parus</i>	+	+																			
<i>Hoplopsyllus g. affinis</i>	+	P																			
<i>Pleochaetis mundus</i>	+	+	+																		
<i>Corrodopsylla c. lira</i>	+	P	+	P	<u>P</u>	P															
<i>Orchopeas neotomae</i>	+	P	P	P	+	<u>P</u>	P	P	P	P	P	P	P	P	+	+					
<i>Cediopsylla interrupta</i>	+	+	+	+	+	+	+	<u>P</u>	P	P	P	P	P	P	+	+					
<i>C. simplex</i>	+	+	<u>P</u>	P	P	+	+	<u>P</u>	P	P	P	P	P	P	+	P					
<i>Pulex simulans</i>	+	+	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	+	+	+				
<i>Ctenophthalmus p. micropus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	P	P	P	P	+	+	+	+	+
<i>Dactylopsylla megasoma</i>		+	+	P	P	<u>P</u>															
<i>Peromyscopsylla h. adelpha</i>			+	+	<u>P</u>																
<i>Strepsylla mina</i>			+	+	+	+	+														
<i>Atyphloceras tancitari</i>			+	+	P	P	P	+	+	P	P	P	P								
<i>Pleochaetis aetus</i>				+	+																
<i>Strepsylla taluna</i>					<u>P</u>	+	<u>P</u>														
<i>Ctenophthalmus caballeroi</i>					+	+	<u>P</u>														

[illegible]

parásitos se encuentra, pues, fundamentalmente en la zona montana.⁶

2) Patrones de distribución cliserial.

Correspondencia entre las cliseries

Si se compara el cuadro 3, que resume las observaciones y capturas de mamíferos a diferentes altitudes en el volcán, con el cuadro 7, que se refiere a las capturas de sifonápteros en el mismo rango de altitudes, es posible notar cierta diferencia que demuestra que no siempre el patrón de distribución altitudinal de los huéspedes coincide con el de sus parásitos. Sin embargo, de una simple comparación visual no es posible obtener una precisa representación del carácter cliserial de la composición faunística ni estimar claramente las diferencias existentes entre los patrones de distribución de los huéspedes y los de sus parásitos pues sólo, algunas formas, en cualquiera de los dos casos, coinciden exactamente dentro de los mismos límites de altitud. Siendo entonces necesaria una adecuada valorización cuantitativa de los datos obtenidos y delimitar mediante ella de la manera más precisa las cotas de los límites de los pisos de ambas cliseries, juzgamos conveniente intentar aplicar la fórmula propuesta por Simpson (1947) para expresar en porciento el grado de similitud faunística (GS) entre dos áreas adyacentes:

$$GS = \frac{200 C}{N_1 + N_2 - C}$$

⁶ Fuera de ella, en el sur del altiplano, *Peromyscus difficilis*, *P. maniculatus fulvus* y *P. truei gratus* son parasitados por *Pleochaetis mundus*. *P. parus* y *Jellisonia h. breviloba* en diferentes combinaciones que al parecer dependen más del habitat ocupado por el huésped que del huésped mismo, lo cual en sentido latitudinal correspondería a lo que es aún más notable en la montaña donde la altitud determina cambios generales en franjas o pisos a los que se suman las diferencias que el tipo de suelo, la orientación, etc., también determinan.

en la que C es el número de taxa, en este caso especies comunes a ambas áreas; N₁, el número total de taxa del área más rica y N₂ el de los taxa de la más pobre en fauna.

El procedimiento seguido para la agrupación y manejo de los datos de captura es similar al propuesto por Webb (1950) y seguido por Ryan (1963) pero difiere en que, en vez de comparar listas faunísticas de un gran número de estaciones de captura equidistantes entre sí y localizadas según un sistema de coordenadas previamente escogido, se comparan las listas de composición faunística total entre dos cotas de altitud distantes cien metros entre sí, independientemente de la orientación de la ladera y en el entendido de que al nivel de esas cotas (y a veces un tanto por encima o por debajo de ellas) se exploró el mayor número posible de habitat diferentes. Este procedimiento puede ofrecer una panorámica y aceptable aproximación del carácter cliserial de la distribución de la biota aquí considerados, pero no se puede pretender por supuesto, llegar mediante él a delimitar topográficamente cada área particular de distribución. Así, la aseveración de que si una especie se encuentra a 3 000 m de altitud es muy probable que también lo esté en el mismo habitat a 3 001 m es válida, como lo es también la de que en ciertas circunstancias y dependiendo de diferentes factores ecológicos, en otra localidad sólo alcance, por ejemplo, los 2 980 m y no llegue o sobrepase, por la intervención del mismo tipo de factores, la misma cota inferior que en otras áreas de la montaña.

Dado que el grado de similitud faunística (GS) se expresa por ciento, el máximo entre dos áreas, estaría indicado por un GS = 100, en tanto que un GS = 0 indicaría una total diferencia en sus correspondientes composiciones faunísticas.

Ahora bien, es necesario tener muy en cuenta que la fórmula de Simpson, dado su

carácter porcentual, presenta la limitación de que sólo cuando N_1 y N_2 son relativamente grandes (mayores de 10) se obtienen grados de similitud realmente significativos. De ahí que, a pesar de que en este caso por encima de los 4 000 m la composición faunística cambia fundamentalmente *debido a la paulatina disminución del número de especies, se obtengan, justamente por el pequeño tamaño de N , grados de similitud extraordinariamente bajos* (Cuadros 8 al 11) *pero de muy escasa significación cualitativa*, los cuales se consideran aquí, a pesar de todo, con el propósito de ofrecer una más precisa descripción de los hechos.

De acuerdo con el cuadro 8, que resume la interpretación cuantitativa de los datos de distribución de los mamíferos y que están contenidos en la tabla 3, los grados de similitud más bajos se encuentran entre las cotas 2 800 y 2 900 ($GS = 46.15$); 3 900 y 4 000 ($GS = 58.88$) y 4 200 y 4 300 ($GS = 50.00$). En cambio (cuadro 9) los grados de similitud más bajos están en el caso de los sifonápteros, entre las cotas 2 600 y 2 700 ($GS = 56.25$) 3 000 y 3 100 ($GS = 45.83$) y 4 300 ($GS = 33.33$).

El límite, común a los mamíferos y sus parásitos, entre las cotas 4 200 y 4 300 es coincidente con una notable pobreza de fauna y con la presencia de formas endémicas en ambos casos y, además, con la predominancia de sifonápteros muy estenoxenos.

La distribución por pisos es más clara en el caso de los sifonápteros que en el de los mamíferos. Mediante el cálculo del grado de similitud (GS) entre la fauna de cotas vecinas, se logra discernir que la distribución diferencial del número de especies comunes a dos cotas vecinas desde el centro de cada piso hacia los límites superior e inferior, es más notablemente simétrica en el caso de los sifonápteros que en el de los mamíferos.

Si se aplica ahora el mismo criterio para estimar el grado de similitud faunística y se comparan los pisos entre sí, se obtienen, para los de mamíferos, valores que comprueban la veracidad de los límites propuestos (Cuadro Núm. 10). Así, el valor de similitud entre el piso de la base (M_1) y el que le sigue en altitud (M_2) es de sólo 36.36; entre este último y el siguiente (M_3) el grado de similitud es de 41.17 y por último entre el piso M_3 y el de mayor altitud (M_4) el valor obtenido es de 37.50. Sin embargo, a pesar de que matemáticamente los dos últimos pisos quedan bien separados entre sí, no tienen la misma significación faunística que los pisos M_1 y M_2 ; éstos quedan diferenciados entre sí por la presencia de especies no comunes entre ambos; pero M_3 y M_4 se diferencian del inmediato inferior sólo por la paulatina desaparición o ausencia de especies a medida que aumenta la altitud (Cuadros 3 y 8).

La comparación de los pisos que forman los sifonápteros también proporciona grados de similitud faunística muy bajos; entre el piso de la base (S_1) y el que le sigue (S_2) el valor obtenido es de 30.76; entre este último y el siguiente (S_3) es de 32.35 y entre S_3 y el piso de mayor altitud, de sólo 11.53. En este caso, sin embargo, las diferencias entre los pisos tienen mayor significación faunística que en el de la cliserie de la fauna mastozoológica, pues en cada piso existe siempre alguna especie que le es característica (Cuadros 7 y 9).

Los pisos de la cliserie vegetacional no concuerdan muy exactamente con los de las faunas mastozoológica y sifonapterológica; sin embargo, existe mucho mayor coincidencia con los que presenta la primera, sobre todo en los estratos inferior y superior. El piso M_2 , sin embargo, parece señalar una adaptación al bosque de coníferas, independientemente de la composición del mismo (Cuadro Núm. 12).

CUADRO 8

MAMÍFEROS DEL POPOCATÉPETL EXCEPTO CARNIVORA Y ARTIODACTYLA, GRADOS DE SIMILITUD FAUNÍSTICA (GS) ENTRE DIFERENTES COTAS DE ALTITUD EN EL VOLCÁN POPOCATÉPETL, LAS LÍNEAS HORIZONTALES SEÑALAN LOS VALORES DE SIMILITUD MÁS BAJOS Y LA ALTITUD DE LOS LÍMITES ENTRE LOS PISOS DE LA CLISERIE

ALTITUD	N	C	$N_1 + N_2$	$N_1 + N_2 - C$	GS
4400 m	2				
		2	4	2	100.00
4300	2				
4200	4	2	6	4	50.00
		4	9	5	80.00
4100	5				
		5	13	8	62.50
4000	8				
3900	11	7	19	12	58.88
		8	20	12	66.66
3800	9				
		8	18	10	80.00
3700	9				
		7	17	10	70.00
3600	8				
		7	15	8	87.50
3500	7				
		7	14	7	100.00
3400	7				
		7	16	9	77.77
3300	9				
		9	20	11	81.81
3200	11				
		11	27	16	68.75
3100	16				
		13	29	16	81.25
3000	13				
		9	22	13	69.23
2900	9				
2800	10	6	19	13	46.15
		7	19	12	61.66
2700	9				
		8	18	10	80.00
2600	9				
		9	20	11	81.81
2500	11				

CUADRO 9

SIPHONAPTERA DEL POPOCATÉPETL. GRADOS DE SIMILITUD (GS) DE LA COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA ENTRE DIFERENTES COTAS DE ALTITUD EN EL VOLCÁN POPOCATÉPETL. LAS LÍNEAS HORIZONTALES SEÑALAN LOS VALORES DE SIMILITUD MÁS BAJOS Y LA ALTITUD DE LOS LÍMITES ENTRE LOS PISOS DE LA CLISERIE

ALTITUD	N	C	$N_1 + N_2$	$N_1 + N_2 - C$	GS
4400 m	3				
		2	5	3	66.66
4300	2				
————		2	8	6	33.33
4200	6				
		6	13	7	85.71
4100	7				
————		7	18	11	63.63
4000	11				
		11	26	15	73.33
3900	15				
		13	31	13	72.22
3800	16				
		15	31	16	93.75
3700	15				
		14	29	15	93.33
3600	14				
		14	28	14	100.00
3500	14				
		14	28	14	100.00
3400	14				
		14	29	15	93.35
3300	15				
		15	32	17	88.23
3200	17				
		17	38	21	80.95
3100	21				
		11	35	24	45.83
3000	14				
		11	27	16	68.75
2900	13				
		11	24	13	84.61
2800	11				
		10	22	12	83.33
2700	11				
————		9	25	16	56.25
2600	14				
		13	27	14	92.84
2500	13				

CUADRO 10

MAMÍFEROS DEL POPOCATÉPETL INCLUSIVE CARNIVORA Y ARTIODACTYLA.
GRADOS DE SIMILITUD FAUNÍSTICA (GS) ENTRE LOS DIFERENTES
PISOS DE DISTINTA COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA

PISO	N	C	$N_1 + N_2$	$N_1 + N_2 - C$	GS
M_4	3	3	11	8	37.50
M_3	8	7	24	17	41.17
M_2	16	8	30	22	36.36
M_1	14				

CUADRO 11

SIPHONAPTERA DEL POPOCATÉPETL. GRADOS DE SIMILITUD FAUNÍSTICA (GS)
ENTRE LOS DIFERENTES PISOS DE DISTINTA COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA

PISO	N	C	$N_1 + N_2$	$N_1 + N_2 - C$	GS
S_4	4	3	29	26	11.53
S_3	25	11	45	34	32.35
S_2	20	8	34	26	30.76
S_1	14				

3) Afinidades faunísticas

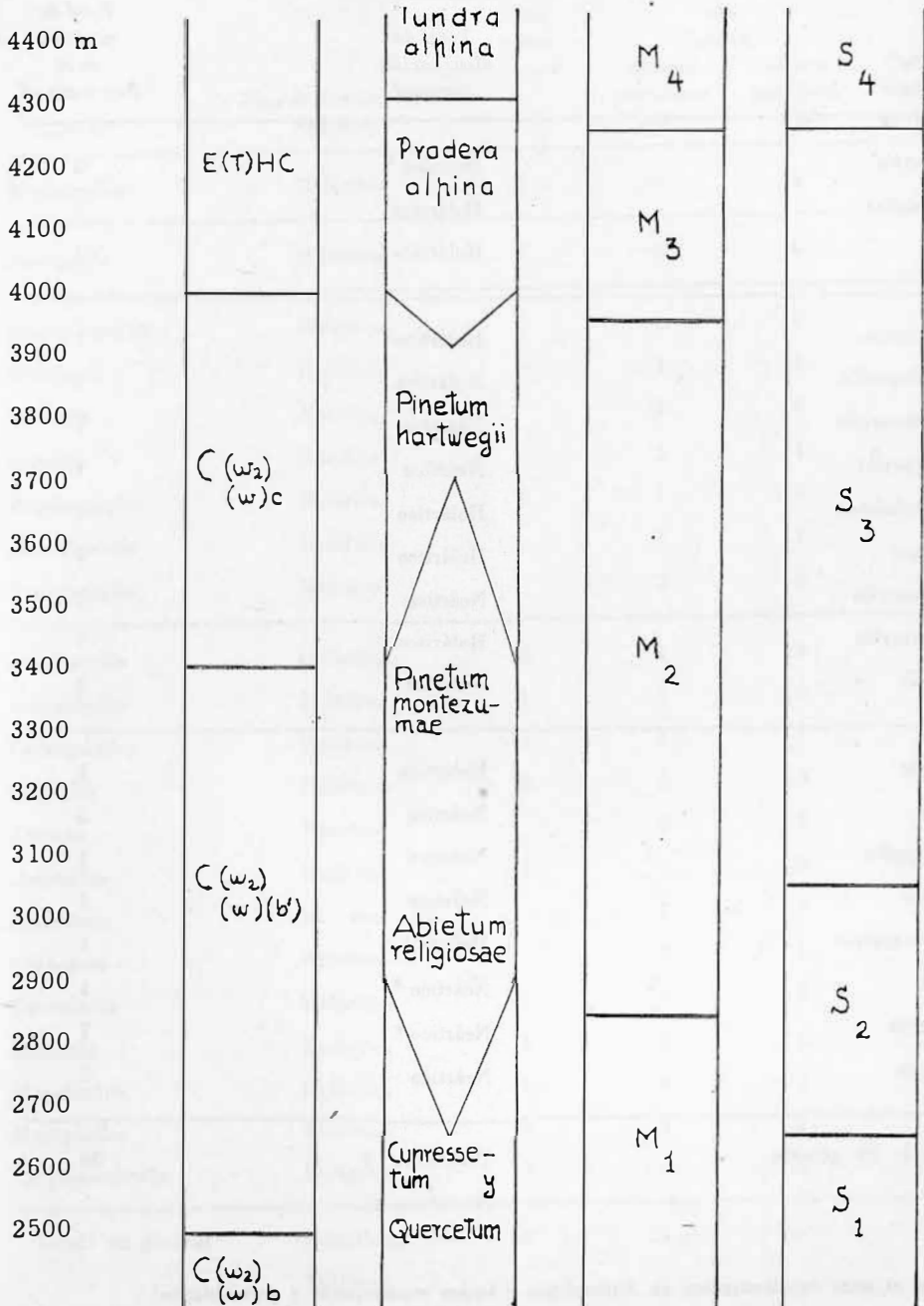
La total ausencia de Rhopalopsylloidea y la predominancia de Ceratophylloidea dan un marcado carácter holártico a la fauna sifonapterológica del área estudiada; pero la dominancia de géneros americanos y especialmente mesoamericanos, le imprime un franco sello neártico; mexicano y parti-

cularmente neovolcaniense al nivel de especie.

La fauna indígena constituida, como se ha dicho, por seis pulícidos, trece histricop-sílicos y diecisiete ceratófilidos —treinta y seis especies en total— es más rica que la de un territorio tan grande como el de Alaska, el cual sólo cuenta con treinta y dos especies nativas (Cuadros 13 y 14).

CUADRO 12

ESQUEMA COMPARATIVO DE LAS ALTITUDES QUE ALCANZAN LAS ZONAS DE CLIMA, LOS ECOTONOS DE LA CLISERIE VEGETACIONAL Y LOS LÍMITES ENTRE LOS PISOS DE DIFERENTE COMPOSICIÓN MASTOZOLÓGICA (M) Y SIFONAPTEROLÓGICA (S)



CUADRO 13

SIPHONAPTERA DEL POPOCATÉPETL

Género	Total de distribución regional	Total de especies en el Popocatepetl
<i>Cediopsylla</i>	Neártico *	3
<i>Hoplopsyllus</i>	Holártico	2
<i>Pulex</i>	Holártico *	1
<i>Atyphloceras</i>	Holártico	1
<i>Hystrihopsylla</i>	Holártico	1
<i>Conorhinopsylla</i>	Neártico	1
<i>Corrodopsylla</i>	Neártico	1
<i>Ctenophthalmus</i>	Holártico	2
<i>Catallagia</i>	Holártico	1
<i>Phalacroscopsylla</i>	Neártico	1
<i>Rhadinopsylla</i>	Holártico	2
<i>Strepsylla</i>	Neártico	3
<i>Diamanus</i>	Holártico	1
<i>Foxella</i>	Neártico	2
<i>Dactylopsylla</i>	Neártico	1
<i>Jellisonia</i>	Neártico	2
<i>Peromyscopsylla</i>	Holártico	1
<i>Kohlsia</i>	Neártico *	1
<i>Pleochaetis</i>	Neártico *	7
<i>Orchopeas</i>	Neártico	2
Total: 20 géneros	Holárticos 9 Neárticos: 11	36

* Con algunos representantes en Sudamérica (Andes ecuatorianos y colombianos)

CUADRO 14
SIPHONAPTERA DE ALASKA

Género	Tipo de distribución regional	Número de especies comunes			Total de especies en Alaska
		con Asia	con Canadá al oeste meridiano 100°	al este meridiano 100°	
<i>Hoplopsyllus</i>	Holártico	1	1	1	1
<i>Arctopsylla</i>	Holártico	1	1	0	1
<i>Hystrihopsylla</i>	Holártico	0	1	0	1
<i>Catallagia</i>	Holártico	0	1	0	2
<i>Delotelis</i>	Neártico		1	0	1
<i>Epitedia</i>	Neártico		1	1	1
<i>Rhadinopsylla</i>	Holártico	0	1	0	1
<i>Corrodopsylla</i>	Holártico		1	1	1
<i>Nearctopsylla</i>	Neártico		2	0	2
<i>Amphipsylla</i>	Holártico	2	1	0	2
<i>Ctenophyllus</i>	Holártico	1	1	0	1
<i>Ceratophyllus</i>	Holártico	1	1	1	1
<i>Oropsylla</i>	Holártico	0	2	0	2
<i>Thrassis</i>	Neártico		0	0	1
<i>Amphalius</i>	Holártico	1	1	0	1
<i>Opisodasys</i>	Neártico		1	2	2
<i>Orchopeas</i>	Neártico		1	1	1
<i>Tarsopsylla</i>	Holártico	1	1	0	1
<i>Malareus</i>	Holártico	1	1	0	1
<i>Megabothris</i>	Holártico	1	3	2	4
<i>Monopsyllus</i>	Holártico	1	2	1	3
<i>Peromyscopsylla</i>	Holártico	1	0	0	1
Total: 22 géneros	Holárticos: 16 Neárticos 6	12	25	10	32

Siendo importante la posición geográfica de Alaska no sólo como antigua cabeza de puente intercontinental sino por su lejanía de los centros de dispersión de formas neotropicales y habiendo sido muy bien explorada en cuanto a mamíferos y sus parásitos, resulta de interés comparar su fauna con la del Popocatépetl que es clásicamente colorado en el borde austral de la Región Neártica. Su fauna, constituida por un pulcideo, nueve histricopsílidos y veintiún ceratofílidos, difiere de la de la Cordillera Neovolcánica en general y de la del Popocatépetl en particular por la presencia, además, de un vermipsílido (*Arctopsylla*) que quizá, por otra parte, esté representado también en la Cordillera por otro miembro de la familia adaptado no a úrsidos sino a prociónidos, tan frecuentes en ella. Dejando aparte el caso tan especial de los vermipsílidos y aplicando, al nivel del género, la fórmula porcentual de Simpson, el grado de similitud faunística entre el Popocatépetl y Alaska, resulta dado por la expresión:

$$GS = \frac{7 \times 100}{36 + 32 - 7} = 11.47$$

Este valor es relativamente alto si se considera que el grado de similitud, al nivel, entre las cotas 2 500 y 3 900 en el Popocatépetl es apenas de 35.71:

$$GS = \frac{5 \times 100}{9 + 10 - 5} = 35.71$$

Ahora bien, aunque el número de especies es menor en todo el territorio de Alaska que en la pequeña sección de la Cordillera Neovolcánica que resulta ser el Popocatépetl, el número de géneros es, en cambio, mayor; veintidós para Alaska y diecinueve para el Popocatépetl. Pero las relaciones faunísticas de dichos géneros son bien dife-

rentes; de los veintidós representados en Alaska, dieciséis lo están tanto en la Región Neártica como en la Paleártica, en tanto que de los veinticinco géneros nativos del Popocatépetl sólo nueve presentan dicho tipo de distribución regional y los diez restantes sólo existen en la Región Neártica (Cuadros 13 y 16).

La fauna de Alaska tiene muy poco carácter endémico y relictual; doce de sus treinta y dos especies se encuentran también en Asia; dieciocho son comunes con el Canadá y sólo dos son endémicas. Es una fauna al parecer diezmada en la que faltan muchos géneros de amplia distribución holártica que desde el centro del Canadá llegan a Estados Unidos y las altas montañas de México y en la que no están presentes tampoco muchos de los géneros exclusivos de la Región Neártica. Son pues, muy frecuentes los casos de géneros de amplia distribución holártica no representados en Alaska y llama la atención el hecho de que muchos de ellos sean histricopsílidos como *Atyphloceras*, *Stenoponia*, *Neopsylla*, y *Ctenophthalmus* que parasitan insectívoros y roedores miomorfos adaptados a climas templados y fríos (para una discusión más amplia sobre las afinidades de los Siphonaptera de Alaska, véase Holland, 1963).

La fauna del Canadá (ver Holland, 1949 y 1953) es ya mucho más rica; cuarenta y dos géneros de los cuales veintidós son holárticos y veinte exclusivamente neárticos, contienen ciento catorce especies. En el amplio territorio del Canadá empieza a hacerse patente, muy poco al sur del área ocupada por las especies de distribución circumpolar, el fenómeno de disyunción de la fauna en dos secciones; una muy rica, con noventa y nueve especies, al oeste del centésimo meridiano y otra, al este del mismo meridiano, extraordinariamente pobre, son sólo treinta y dos especies; es decir, más pobre que la del volcán Popocatépetl (Cuadro 15).

CUADRO 15

SIPHONAPTERA DEL CANADÁ

Género	Tipo de distribución regional	Número de especies citadas		Total especies en Canadá
		Al oeste meridiano 100°	Al este meridiano 100°	
<i>Cediopsylla</i>	Neártico	1	1	2
<i>Hoplopsyllus</i>	Holártico	3	2	3
<i>Arctopsylla</i>	Holártico	2	0	2
<i>Chaetopsylla</i>	Holártico	0	1	1
<i>Atyphloceras</i>	Holártico	2	1	3
<i>Hystrihopsylla</i>	Holártico	5	1	6
<i>Stenoponia</i>	Holártico	0	1	1
<i>Catallagia</i>	Holártico	6	1	7
<i>Delotelis</i>	Neártico	2	0	2
<i>Epitedia</i>	Neártico	2	1	2
<i>Neopsylla</i>	Holártico	1	0	1
<i>Tamiophylla</i>	Neártico	0	1	1
<i>Meringis</i>	Neártico	1	0	1
<i>Rhadinopsylla</i>	Holártico	6	1	6
<i>Trichopsyllodes</i>	Neártico	1	0	1
<i>Ctenophthalmus</i>	Holártico	1	1	1
<i>Doratopsylla</i>	Holártico	0	1	1
<i>Corrodopsylla</i>	Holártico	1	1	1
<i>Callistopsyllus</i>	Neártico	2	0	2
<i>Megarhroglossus</i>	Neártico	6	0	6
<i>Anomiopsyllus</i>	Neártico	1	0	1
<i>Conorhinopsylla</i>	Neártico	0	1	1
<i>Stenistomera</i>	Neártico	1	0	1
<i>Corypsylla</i>	Neártico	2	0	2
<i>Nearctopsylla</i>	Neártico	5	1	5
<i>Amphipsylla</i>	Holártico	1	0	1
<i>Ctenophyllus</i>	Holártico	1	0	1
<i>Odontopsyllus</i>	Holártico	1	0	1
<i>Dolichopsyllus</i>	Neártico	1	0	1
<i>Oropsylla</i>	Holártico	4	1	4
<i>Thrassis</i>	Neártico	4	0	4
<i>Amphalius</i>	Holártico	1	0	1
<i>Dactylopsylla</i>	Neártico	1	0	1
<i>Foxella</i>	Neártico	1	0	1
<i>Opisocrostis</i>	Neártico	4	0	4
<i>Opisodasys</i>	Neártico	3	1	3
<i>Orchopeas</i>	Neártico	4	3	5
<i>Tarsopsylla</i>	Holártico	1	0	1
<i>Malareus</i>	Holártico	4	0	4
<i>Megabothris</i>	Holártico	7	5	10
<i>Monopsyllus</i>	Holártico	6	3	6
<i>Peromyscopsylla</i>	Holártico	4	3	6
Total 42 géneros		99	32	114
		Holárticos: 22		Neárticos: 20

AFINIDADES FAUNÍSTICAS DE LOS GÉNEROS DE SIFONÁPTEROS REPRESENTADOS EN LA CORDILLERA NEOVOLCÁNICA. *I*) GÉNEROS DE AMPLIA DISTRIBUCIÓN HOLÁRTICA. *II*) GÉNEROS EXCLUSIVOS DE LA REGIÓN NEÁRTICA DE SUBFAMILIAS CON REPRESENTANTES PALEÁRTICOS Y MUY ESCASOS SUDAMERICANOS. *III*) GÉNEROS DE SUBFAMILIAS EXCLUSIVAMENTE NORTEAMERICANAS. LAS CIFRAS ENTRE PARENTESIS INDICAN EL NÚMERO DE ESPECIES EN EL POPOCATÉPETL A PARTIR DE LA COTA DE LOS 2 500 metros.

<i>FAMILIAS</i> <i>Subfamilias</i>	<i>I</i>	<i>II</i>	<i>III</i>
PULICIDAE: Pulicinae Spilopsyllinae	Pulex (1) Hoplopsyllus (2)	Cediopsylla (3)	
HYSTRICHOPSYLLIDAE: Hystrichopsyllinae Ctenophthalminae Rhadinopsyllinae Neòpsyllinae Anomiopsyllinae	Atyphloceras (1) Hystrichopsylla (1) Ctenophthalmus (2) Rhadinopsylla (2) Catallagia (1)	Corrodopsylla (1) Phalacropsylla (1) Strepsylla (3)	Conorhinopsylla (1)
CERATOPHYLLIDAE: Ceratophyllinae Leptopsyllinae Foxellinae	Diamanus (1) Peromyscopsylla (1)	Jellisonia (2) Kohlsia (1) Pleochaetis (7) Orchopeas (2)	Foxella (2) Dactylopsylla (1)

Este fenómeno de disyunción de la fauna es todavía más aparente en los Estados Unidos de América, con más de doscientas especies, de tal manera que al este del meridiano 100 no sólo no se encuentran las mismas especies que al oeste del mismo, sino que en total no representan ni la séptima parte del total. Por otra parte, la invasión de ropalopsiloideos es ya notable en Arizona, Nuevo México, Texas y Florida; en California se presenta un elevado número de formas endémicas y exclusivas lo mismo que en las planicies de Utah y el número de géneros exclusivamente neárticos aumenta de modo muy notable. La fauna del Altiplano y de las altas montañas mexicanas, aunque participa tanto de la del este como de la oeste del continente es más afín a la occidental, de la que difiere por la abundancia de neopsilinos como *Strepsylla* y ceratofilinos como *Pleochaetis*, *Jellisonia* y *Kohlsia* que, con alguna excepción, son típicos de las montañas mexicanas y centroamericanas, de cricétidos principalmente.

Pleochaetis, del cual sólo en el Popocatepetl existen siete especies, tiene su límite boreal en Arizona y Nuevo México, de donde se han citado dos especies, *P. sibynus* y *P. aetus*, que están representadas en la Cordillera Neovolcánica y en el Popocatepetl por diferentes subespecies; por otra parte, *P. dolens* (Jordan y Rothschild, 1914) ha sido citada (Traub, 1950) del Sur de México, de Centroamérica y de Ecuador; *P. equatoris* (Jordan, 1933) se

conoce de Ecuador; de Perú y Colombia (Johnson, 1957); *P. apollinaris* (Jordan y Rothschild, 1921) es citado por Johnson (*loc. cit.*) de Colombia y *P. smiti* Johnson, 1933, de Colombia y de Ecuador. *P. apollinaris* y *P. equatoris* son dos especies tan cercanas respectivamente a *P. aztecus* Barrera y *P. aetus* Traub, que originalmente fueron descritas como subespecies de estas últimas, también de modo respectivo. *Kohlsia*, en cambio, es un género fundamentalmente mexicano y centroamericano, cuyo límite boreal parece estar justamente en la Cordillera Neovolcánica y del cual sólo se conoce una especie sudamericana, *K. campaniger* (Jordan, 1931) del Ecuador. *Jellisonia* es un género típicamente mexicano que alcanza hacia el norte, el sur de Texas y hacia el sur la región del Chiriquí en la frontera de Panamá y Costa Rica (ver Tipton y Méndez, 1961).

La fauna de sifonápteros del Popocatepetl está constituida (Cuadro 16) por tres conjuntos de elementos con probable significación histórica: I) nueve géneros de amplia distribución holártica y que comprenden doce especies de la fauna local; II) ocho géneros de clara filiación neártica, con veintinueve especies, y de los cuales sólo cuatro tienen representantes sudamericanos; III) tres géneros exclusivamente neárticos y pertenecientes a subfamilias también neárticas de modo exclusivo y que comprenden sólo cuatro especies. Faltan, por completo, representantes de la fauna neotropical (Rhopalopsylloidea).

RESUMEN Y CONCLUSIONES

1) Siguiendo fundamentalmente a García (1964) se reconocen en la Sierra Nevada y por ende en el Volcán Popocatepetl, cinco pisos climáticos:

Piso de clima "templado", subhúmedo con lluvias en verano y con una

precipitación invernal menor del 5% anual ($C(w_2)$ (w)b) por debajo de la cota de los 2 500 m hasta los 3 400 m de altitud.

Piso de clima "semifrío", húmedo dentro de los subhúmedos, con verano fresco lar-

go" ($C(w_2)(w)b'$) de los 2 500 a los 3 400 m de altitud.

Piso de clima "semifrío húmedo con verano fresco corto, con lluvias en el verano y por ciento de lluvia invernal menor del 5% anual" ($C(w_2)(w)(c)$) desde el límite superior del anterior, hasta los 4 000 m.

Piso de clima "frío" ($E(T)HC$) desde los 4 000 m hasta cerca de los 5 100 m.

Piso de clima "muy frío" (EF) por encima de los 5 100 m de altitud.

Respecto de los dos últimos pisos, se señala el hecho de que dentro del mismo tipo de clima "frío" quedan incluidas dos formaciones diferentes, la pradera y la tundra alpinas y que no se define el clima de las altas laderas del sur del Popocatepetl, desprovistas de hielos perpetuos; también se hace notar que el límite inferior del clima "muy frío" que propone la autora es exagerado en altitud no sólo por su carácter de promedio, sino por el método utilizado para establecerlo teóricamente.

2) De acuerdo con Miranda (1947), pero sumando a lo dicho por él algunas pequeñas observaciones personales, se reconocen en el área de estudio los siguientes pisos vegetacionales a partir de la cota de los 2 500 m y para las laderas oriental y occidental del macizo Popocatepetl-Iztaccíhuatl.

Piso de encinar y de bosque alto de escuamifolios (*Quercetum* y *Cupressetum lindleyi*) entre los 2 300 y los 2 700 o aun más metros de altitud de acuerdo con la orientación y con la profundidad y drenaje del suelo.

Piso de *Pinus montezumae* y *Abies religiosa*, que pueden o no formar masas puras, desde los 2 700 m hasta los 3 400 m y aun más, de acuerdo con las condiciones locales.

Piso de *Pinus hartwegii*, con cobertura inferior de *Festuca tolucensis*, que casi alcanza la cota de los 4 000 m (abatido por los arenales hasta los 3 800 m en muchos sitios del Popocatepetl).

Piso de pradera alpina entre los 3 800 y 4 300 m de altitud.

Piso de tundra de montaña, de los 4 300 m al límite de las nieves perpetuas a 4 700-4 800 m de altitud.

Los mismos pisos se observan, en general, en las vertientes boreal y austral del macizo. La vertiente boreal sólo llega, en el puerto de Río Frío, a 3 000 m de altitud en pleno piso de *Abies religiosa*-*Pinus montezumae*; en la austral, que descende hacia el Balsas y que es la de solana, el límite inferior del piso de *Quercus* es el superior de las formaciones tropoxerofíticas tropicales del Balsas. En las vertientes oriental y occidental, el piso de *Quercus* y *Cupressus* limita con un piso de bosque caducifolio extraordinariamente modificado por la acción antropógena.

3) De acuerdo con Rzedowski (1965) y con varios autores citados por él, como Engler (1882), Hemsley (1879-1888), Bray (1900) y Epling (1939) entre otros, además de los elementos arbóreos, de indudable afinidad boreal, en las montañas de la mitad meridional de México, hacen importante número los de estirpe andina y los autóctonos. Resulta así que, aunque existen indudables afinidades con la flora de las montañas del oeste norteamericano, las correspondencias más importantes con ésta son más fisiognómicas o de facies que florísticas.

4) Tomando como base las áreas de distribución señaladas por Hall y Kelson (1959) y a la Cordillera Neovolcánica *in extenso*, se deberían considerar en ésta algo más de cien mamíferos nativos sin contar a los Chiroptera; pero considerando que la fauna del volcán San Martín no puede ser calificada de cordillerana y que los extremos atlántico y pacífico de la Cordillera encajan profundamente en las Sierras Madres Oriental y Occidental y que participan de sus correspondientes faunas, la de la Cordillera propiamente dicha es reducida a sesenta y ocho especies, de las cuales sólo

una representa a cada uno de los órdenes Marsupialia, Edentata y Artiodactyla; cinco a los Insectivora y cuatro a los Lagomorpha; cuarenta y tres a los Rodentia y trece a los Carnivora. Baker (1963) reduce aún a cuarenta y dos las especies de la Cordillera: siete monotípicas y treinta y una politípicas.

En el Volcán Popocatepetl se reconocen, en éste trabajo, treinta y dos especies nativas: un marsupial, un desdentado, dos insectívoros, cuatro lagomorfos, quince roedores, ocho carnívoros y un artiodáctilo.

5) Las áreas de distribución de los mamíferos de la Cordillera se encuadran en ocho tipos o patrones latitudinales, seis para las especies con afinidades boreales y dos para las neotropicales. La comparación de estos tipos de distribución hace destacar el carácter relictual y paleoendémico de ciertos importantes elementos de la fauna, pero además, el hecho, mencionado aquí por primera vez, de la existencia de un piso de notable pobreza faunística, por debajo de los 2 200 m de altitud en la vertiente austral de la Cordillera, a lo largo del límite septentrional de la Depresión del Balsas. En esta franja, existen sólo veintuna especies que no están siempre representadas en cualquier localidad dentro del piso. Al nivel del Popocatepetl y de los macizos Zempoala-Huitzilac, Tepoztlán y Chichinautzin, por ejemplo, a los 2 000 m de altitud, sólo se constata la presencia de *Didelphis marsupialis*, *Dasypus novemcinctus*, *Peromyscus* sp., *Baiomys musculus*, *Liomys irroratus* y *Nasua narica*, aparte de pruebas indirectas de la presencia de *Odocoileus virginianus* y *Felis concolor*.

Por otra parte, del examen de dichos patrones de distribución se deduce que la de tipo altitudinal resulta ser, hasta cierto punto, una modalidad del patrón de distribución latitudinal. Sin embargo, por razones prácticas, la distribución cliserial es tratada aquí de una manera independiente y sólo en el Volcán Popocatepetl.

6) Al aplicar en el Popocatepetl, la fórmula propuesta por Simpson (1947) para expresar en por ciento el grado de similitud faunística entre dos áreas adyacentes, para comparar la composición faunística de cotas consecutivas y distantes entre sí cien metros en altitud, a partir de los 2 500 m de altitud sobre el nivel del mar, se descubren diferencias cuantitativas significativas (grados de similitud muy bajos) entre las cotas de los 2 800 y 2 900 m; de los 3 900 y 4 000 m y de los 4 200 m y 4 300 m, lo cual indica la existencia de cuatro pisos de diferente composición faunística como sigue:

Piso M₁. De los 2 500 o menos, hasta los 2 850 m de altitud. Se encuentran en él: *Lepus callotis*, *Spermophilus variegatus*, *Peromyscus difficilis*, *P. maniculatus*, *Didelphis marsupialis* y *Dasypus novemcinctus* como especies características y *Reithrodontomys megalotis*, *Neotoma mexicana*, *Pappogeomys merriami*, *Sylvilagus orizabae*, *S. cunicularius*, *Microtus mexicanus*, *Sorex saussurei* y *Sciurus nelsoni* como especies comunes con el piso M₂.

Piso M₂. De los 2 850 m a los 3 950 m de altitud. Aparte de las especies comunes con el piso M₁, son características en este piso *todas las demás representadas en la fauna del volcán*, es decir, *Cryptotis alticola*, *Romerolagus diazi*, *Thomomys umbrinus*, *Peromyscus hylocetes*, *P. melanotis*, *Neotomodon alstoni* y *Reithrodontomys chrysopsis*.

Piso M₃. De los 3 950 m a los 4 250 m de altitud. La diferencia entre éste y el piso M₂ se establece exclusivamente por la ausencia de ocho especies, tres de las cuales se encuentran en los pisos M₁ y M₂ y cinco exclusivamente en el M₂. Quedan por tanto, en este piso, *Sorex saussurei*, *Sylvilagus floridanus*, *Romerolagus diazi*, *Microtus mexicanus*, *Peromyscus melanotis*, *Neotomodon alstoni*, *Neotoma mexicana* y *Pappogeomys merriami* todas ellas comunes con el piso M₂. Total: ocho especies.

Piso M₄. De los 4 250 m a los 4 400 m de altitud. Con excepción de dos especies, todas ellas comunes al piso M₃ y que son *Microtus mexicanus*, y *Peromyscus melanotis*, no parecen existir otras en este piso.

Por lo anteriormente dicho y a pesar de que cuantitativamente se establecen los cuatro pisos descritos, se consideran los últimos dos, M₃ y M₄, con muy diferente significación cualitativa, es decir, tomados en conjunto, como una mera extensión del piso M₂.

7) Se reconoce la existencia de treinta y ocho especies de sifonápteros en el Popocatepetl; de ellas, treinta y seis son nativas y dos son pulicidos introducidos, pero que se encuentran parasitando a mamíferos salvajes.

Las especies nativas son ocho Pullicidae, trece Hystrichopsysdae y diecisiete Ceratophyllidae. No existen Rhopalopsyllidae en la fauna.

De las treinta y seis especies nativas, cinco pulicidos son característicos de Lagomorpha y veintinueve especies parasitan Rodentia; de estos últimos, cinco histicop-sílicos, once ceratofilidos y un leptopsílido viven sobre Miomorpha; las restantes especies viven, una sobre Carnivora (*Pulex simulans*) y otra sobre Insectivora (*Corrodopsylla curvata*). Es probable que alguna de las especies colectadas sobre Myomorpha, como *Ctenophthalmus caballeroi*, tengan como huéspedes principales a insectívoros.

8) Al aplicar el método citado en el punto 4) para comparar la composición faunística entre cotas vecinas y en la misma serie de altitudes, se encuentra que la fauna de sifonápteros se encuentra estratificada también en cuatro pisos, pero cuyos límites no todos concuerdan con los citados para la cliserie de los mamíferos. Las diferencias cuantitativas más significativas se encuentran entre las cotas de los 2 600 y los 2 700 m; de los 3 000 a 3 1000 m y de los 4 200

y 4 300 m de altitud. Esto hace cuatro pisos cuyos límites y composición son los siguientes:

Piso S₁. De los 2 500 m o menos a los 2 650 m de altitud. Son exclusivas de este piso *Diamanus montanus*, *Jellisonia hayesi*, *Pleochaetis parus* y *Hoplopsyllus glacialis* y se encuentran, tanto en él como en el S₂, *Pleochaetis mundus*, *Corrodopsylla curvata*, *Orchopeas neotomae*, *Cediopsylla interrupta*, *C. simplex*, *Pulex simulans*, *Ctenophthalmus pseudagyrtis* y *Dactylopsylla megasoma*.

Piso S₂. De los 2 650 m a los 3 050 m de altitud. Aparte de las especies comunes con S₁, *Peromyscopsylla adelpha*, *Pleochaetis asetus* y *Orchopeas bolivari* son exclusivas del piso y *Orchopeas netomae*, *Cediopsylla interrupta*, *C. simplex*, *Pulex simulans*, *Ctenophthalmus pseudagyrtis*, *C. caballeroi*, *Strepsylla mina*, *Atyphloceras tancitari*, *Jellisonia klotzi* y *Pleochaetis aztecus* se encuentran también en el piso S₃.

Piso S₃. De los 3 050 m a los 4 250 m de altitud. Además de las especies comunes con S₂, caracteriza a este piso, con una sola excepción, el resto de los sifonápteros citados del Popocatepetl: *Rhadinopsylla mexicana*, *Rhadinopsylla* sp., *Hystrichopsylla orophila*, *Pleochaetis mathesoni*, *P. paramundus*, *P. sibynus*, *Foxella mexicana*, *F. ignota*, *Phalacroscopsylla nivalis*, *Hoplopsyllus pectinatus*, *Cediopsylla tepolita*, *Conorhinopsylla* sp. y *Strepsylla martinezi*.

Piso S₄. De los 4 250 m a los 4 400 m de altitud. Tres de las cuatro especies del piso, son comunes con S₃: *Ctenophthalmus pseudagyrtis*, *Pleochaetis paramundus* y *P. sibynus* y una sola, *Catallagia* sp., le es al parecer característica.

Se ve, por tanto, que la composición faunística varía de piso a piso no sólo por la ausencia de especies comunes al inmediato inferior, sino por la presencia de otras exclusivas de cada uno de ellos.

9) La serie climática y las cliseries vegetacional y faunísticas acusan algunas

aparentes faltas de correspondencia cuya explicación puede ser, en cada caso, la siguiente:

a) Las condiciones locales (orientación, naturaleza del suelo, etc.), abaten o elevan los límites de las diferentes formaciones de la vegetación, de tal modo que sólo en parte concuerdan con los teóricos de las zonas de clima.

b) La más clara correspondencia existe entre los pisos de mamíferos y de la cliserie vegetacional. El piso M_2 tan aparentemente exagerado en amplitud, parece señalar una adaptación al bosque de coníferas, independientemente de su composición, lo mismo que los pisos M_1 , M_3 y M_4 parecen señalarla para las condiciones del encinar y bosque alto de escuamifolios, de la pradera alpina y de la tundra de montaña, respectivamente.

c). Tratándose de parásitos, podría suponerse una mayor correspondencia entre la distribución altitudinal de los Siphonaptera y la de los mamíferos; sin embargo, es éste el caso de menor concordancia entre los pisos con excepción del S_4 que corresponde exactamente con M_4 en la tundra alpina. Sin embargo, el hecho de que el piso M_3 sólo contenga especies representadas en el piso M_2 , es, sin duda, el factor determinante de la altitud del límite superior del piso S_3 así como el hecho de que entre los pisos M_1 y M_2 existan varias especies comunes, dos de las cuales alcanzan como máximo la cota de los 3 250 m, determina la posición del límite inferior de dicho piso S_3 ; el mismo factor podría ser también la causa de la situación del límite inferior del piso S_2 . Ahora bien, dadas la eurixenia de la mayoría de las especies que parasitan *Miomorpha*, la presencia de fases preparasitarias y su carácter poiquilotérmico, es de pensarse que, independientemente del factor huésped, son otros, de tipo macro- y microclimático, los que intervienen decisivamente sobre la presencia de una u otra especies de sifonáptero a determinada altitud.

A este respecto no sólo es menester recordar que el límite superior del piso S_3 coincide con el del M_4 y con el límite inferior de la tundra alpina, sino que el superior del piso S_1 corresponde al inferior del *Abietum religiosae* y que así mismo, el límite inferior de S_2 queda situado justamente en el estrato donde tiene mayor desarrollo dicha formación en pleno piso de clima $C(w_2)(w)(b')$.

10) La composición faunística e incluso su estratificación en la montaña están influenciadas por factores históricos. Ni los patrones latitudinales de distribución de los mamíferos ni el hecho de que los de distribución cliserial sean en gran parte una modalidad de los patrones de distribución latitudinal, encuentran completa explicación en consideraciones geográficas y climatológicas actuales. Desgraciadamente no es posible todavía correlacionar estos hechos con los cambios paleoclimáticos, aún no bien comprendidos y fechados en el área de estudio y en general en México.

11) La fauna de la Cordillera Neovolcánica, por lo que a los mamíferos se refiere, a pesar del elevado número de especies endémicas y exclusivas, diez por lo menos, según Baker (1963), está muy claramente relacionada con la fauna del oeste norteamericano la cual es, por cierto, mucho más rica (trescientas ocho especies) que la del este (ochenta y seis especies). En el volcán Popocatepetl sólo dos mamíferos, de los treinta y dos citados de él, *Sylvilagus floridanus* y *Cryptotis alticola*, el primero a nivel de especie y el segundo al de género, está relacionado con la fauna norteamericana del este.

12) En la Cordillera Neovolcánica y por lo que hace a los mamíferos, de las trece familias representadas en ellas, nueve son holárticas, dos son exclusivamente neárticas y dos de origen neotropical.

A nivel de género, once de ellos, con diecisiete especies, tienen amplia distribución holártica (Grupo I); diecisiete que com-

prenden treinta y seis especies, son neárticos, aunque pertenecen a familias holárticas (Grupo II); siete más, que incluyen catorce especies, son también neárticos, pero pertenecientes a familias exclusivamente neárticas (Grupo III) y sólo dos, cada uno con una especie, pertenecen a familias neotropicales (Grupo IV).

De los grupos I a III, con afinidades boreales, se considera al primero como el elemento más nuevo de la fauna y al tercero como el más antiguo; al grupo II se le atribuye una antigüedad intermedia. El grupo IV representa a la horofauna sudamericana, muy antigua, algunos de cuyos elementos invaden ya gran parte de la Región Neártica.

13) La fauna de Siphonaptera tiene, como la mastozoológica, mayores afinidades con la del oeste que con la del este norteamericano. En el Popocatepetl, de las treinta y seis especies nativas, sólo cuatro representan a la última: *Cediopsylla simplex*, que parasita a *S. floridanus*; *Ctenophthalmus pseudagyrtis*, asociada a *Microtus mexicanus*; *Corrodopsylla curvata*, parásita de sorícidos y *Orchopeas bolivari*, que parasita esciúridos y que es muy cercana a *O. howardii*.

14) Las especies (*Pleochaetis aztecus* y *P. aetus*) con muy cercanos parientes en la Subregión Andina (*P. equatoris* y *P. apollinaris*) no representan precisamente una influencia audina en la Región Neártica sino, por el contrario, una influencia neártica en los Andes Ecuatorianos y Colombianos.

15) Las tres familias de Siphonaptera, Pulicidae, Hystrihopsyllidae y Ceratophyllidae, de la Cordillera Neovolcánica están también representadas en la Región Paleártica y le son características. Faltan por completo en ella representantes de la más relevante familia neotropical, Rhopalopsyllidae; por lo tanto, para la formación de grupos de afinidad faunística, es menester

considerar en primer término, las relaciones a nivel de subfamilia:

A dicho nivel, sólo una subfamilia de los Hystrihopsyllidae (Anomiopsyllidae) y otra de los Ceratophyllidae (Foxellinae) son exclusivamente neárticas; las restantes, ocho subfamilias, son holárticas.

Independientemente de lo dicho en el punto 13) y exclusivamente para el volcán Popocatepetl, por encima de los 2 500 m de altitud se puede afirmar lo siguiente:

A nivel de género, de los veinte que comprende la fauna, nueve, con doce especies, son holárticas (Grupo I); ocho, que comprenden veinte especies, son neárticas, pero pertenecientes a subfamilias holárticas (Grupo II) y tres más con cuatro especies, también lo son, pero pertenecen a las citadas subfamilias neárticas (Grupo III).

A estos grupos se les atribuye el mismo orden de antigüedad propuesto para los de mamíferos; pero como se ve, falta un grupo IV (ver punto 17).

No existe, como se señala en el apartado 16) una estricta correspondencia entre los grupos de afinidad faunística de los huéspedes y los de sus parásitos.

16) En todos los pisos predominan las especies del grupo II, tanto por lo que se refiere a la cliserie de los sifonápteros como a la de los mamíferos. Si a continuación de las cifras que designan a cada piso, se colocan las que corresponden a las especies de cada uno de los grupos de afinidad faunística, se tienen las siguientes fórmulas de resumen:

M₁: I:5-II:6-III:1-IV:2;
M₂: I:3-II:10-III:2-IV:0;
M₃: I:2-II:5-III:1-IV:0;
M₄: I:1-II:2-III:0-IV:0 y

S₁: I:4-II:7-III:1-IV:0;
S₂: I:5-II:10-III:1-IV:0;
S₃: I:8-II:13-III:2-IV:0;
S₄: I:2-II:2-III:0-IV:0

Se ve, entonces, que el mayor número de especies de géneros holárticos se encuentran, en el caso de los mamíferos, en el piso M_1 y en el caso de los sifonápteros en el piso S_3 .

17) Los mamíferos de origen neotropical, cuando invaden la Cordillera Neovolcánica, pierden sus parásitos específicos, al menos por encima de la cota de los 2 500 m, y no son invadidos por otras especies de sifonápteros. En el sur del Altiplano Mexicano, de carácter francamente neártico, pero donde los géneros de Siphonaptera holárticos son pocos (tres a lo sumo) los mamíferos con afinidades neotropicales, hacia los 2 000 m de altitud, son parasitados muy frecuentemente por especies paratrópicas.

18) La fauna de la Cordillera Neovolcánica y en particular la del Popocatepetl, considerando a la vez los mamíferos y los sifonápteros, es francamente neártica por encima de los 2 500 m de altitud. En la vertiente austral, por debajo de la cota de los 2 000 m, se separa, mediante una franja o piso de notable pobreza en especies, dicha fauna de la que caracteriza a la Depresión del Balsas y en la cual, como es sabido (Traub, 1950; Barrera, 1953, etc.) varias

especies de mamíferos de filiación boreal, como *Citellus adocetus*, *Peromyscus* sp. y *Sigmodon* sp., son parasitadas por Rhopalopsyllidae; algunas otras, también con afinidades boreales, lo son por ceratofilidos neárticos del grupo II, pero nunca por los del grupo I, y aun otras más, como *Didelphis*, de probable origen sudamericano, son parasitadas tanto por sifonápteros neárticos, v.gr. *Pulex simulans*, como por el ropalopsílido *Polygenis martinez-baezi*.

Por lo antes dicho y como una conclusión lateral del presente estudio, se considera en él a la alta Cuenca del Balsas no como perteneciente a la Región Neotropical, sino como una zona de transición entre ésta y la Región Neártica y aunque el criterio expuesto para establecerla como tal es utilizado y presentado por primera vez en este trabajo, es interesante señalar que con otro diferente y mediante el análisis de la distribución de elementos faunísticos también diferentes (iguánidos del género *Sceloporus*), Smith (1940) llega a la misma conclusión al afirmar que dicha zona "...occupies a definite path of communication between the Neotropical and Nearctic regions".

LITERATURA

- AGUILERA, J. G. Les volcans du Mexique dans leurs relations avec le relief et la tectonique générale du pays. *Internat. Geol. Congr.*, 10th. México, 1906. *Comptes Rendus*, págs. 1155-1168. 1907.
- BAKER, R. H. Geographical distribution of terrestrial mammals in Middle America. *The Amer. Mid. Nat.*, 70 (1):208-249. 1963.
- BARRERA, A. Sinopsis de los sifonápteros de la Cuenca de México (Ins. Siph.) *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.*, 7 (1-4): 155-245. 1953.
- BARRERA, A. Notas sobre sifonápteros. VII—Lista de especies colectadas en el Municipio de Huitzilac, Morelos, y descripción de *Peromyscopsylla zempoalensis* nov. sp. (Siph. Leptops.). *Ciencia Mex.*, 14 (4-6): 87-90. 1954a.
- BARRERA, A. Notas sobre sifonápteros. VIII.—Nuevas localidades de especies conocidas para México y diagnosis de *Pleochaetis apollinaris aztecus* subsp. *Ciencia Mex.*, 14 (7-8): 137-139. 1954b.
- BARRERA, A. Notas sobre sifonápteros. I.—Algunas especies mexicanas, consideraciones sobre su distribución geográfica. *Rev. Soc. Mex. Ent.*, 1 (1-2): 85-98. 1955.
- BEAMAN, J. H. The timber lines of Iztaccihuatl and Popocatepetl, México. *Ecology*, 43 (3): 377-385. 1962.
- BEAMAN, J. H. A preliminary ecological study of the alpine flora of Popocatepetl and Iztaccihuatl. *Bol. Soc. Bot. Mex.*, 29: 63-75. 1965.

- BRAY, W. L. The relations of the North American flora to that of South America. *Science new Ser.*, 12: 712-716. 1900.
- BURT, W. H. Present distribution and affinities of Mexican mammals. *Ann. Assn. amer. Geogr.*, 39: 211-218. 1949.
- DAMPF, A. Dos nuevas pulgas mexicanas del género *Opisodasys* Jordan, 1933. *Rev. Brasil. Biol.*, 2 (4): 495-511. 1942.
- DARLINGTON, P. J. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. 1a. Ed., xi + 675 págs. John Wiley and Sons, Inc. New York. 1957.
- DICE, L. R. *The Biotic Provinces of North America*. Univ. Michigan Press. Ann Arbor. 78 págs., 1 maps. 1943.
- ENGLER, A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete der südlichen Hemisphere und die tropischen Gebiete. W. Engelmann. Leipzig. 386 págs. (Citado por Rzedowski, 1965, *non vidi*). 1882.
- FARRINGTON, O. C. Observations on Popocatepetl and Iztaccihuatl, With a review of the geographical and geologic features of the mountains. *Field Columbian Museum Publ.* 18, *Geol. Ser.*, 1: 69-120. 1897.
- GARCÍA, E. *Modificaciones al Sistema de clasificación Climática de Koppen* (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana) Edición de la autora, 71 págs. 9 gráficas y 2 mapas, fuera de texto. México, D. F. 1964.
- GENTRY, H. S. A study of the flora and vegetations of the valley of the Rio Mayo, Sonora *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 527 328 págs 1942.
- GENTRY, H. S. Notes on the vegetation of Sierra Sorotato in Northern Sinaloa, *Bull. Torrey Bot. Club.* 73: 451-462. 1946.
- GOLDMAN, E. A. y R. T. Moore. The Biotic Provinces of Mexico. *J. Mammal.*, 26: 347-360. 1945.
- GUIMARÃES, L. R. y M. A. V. D'Andretta. Sinopsis dos Nycterteribiidae (Diptera) do Novo Mundo. *Arg. Zool. Est. Sao Paulo*, 9(1): 1-184. 1956.
- HALFFTER, G. Las entomofauna americana. Ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Ent. Mex.*, 6: 1-106, 9 mapas, 1964.
- HALL, E. R. y K. R. Kelson. *The Mammals of North America*. Ronald Press Co., N. Y., 2 vols. 30 + 1083 + 79 + viii + 79 págs. 1959.
- HEMSLEY, W. B. *A specimen of the mountain flora of South Mexico and Central America*. Biologia Centrali-Americana. Botany 4: 282-299. 1887.
- HERRERA, A. El Valle de México considerado como una provincia zoológica. *La Naturaleza*, 2a. Serie, 1: 343-442. 1891.
- HERSHKOVITZ, P. A geographic classification of neotropical mamónals. *Fieldiana: Zool.*, 46 (6): 581-620. 1958.
- HOLLAND, G. P. The Siphonaptera of Canada. *Can. Dep. Agric Tech. Bull.* No. 70, 360 págs. 1949.
- HOLLAND, G. P. Distribution patterns of northern fleas. *Proc. Intern. Congr. Entomol.* 10th. Montreal 1956, 1: 645-658. 1949.
- HOLLAND, G. P. Faunal affinities of the fleas (Siphonaptera) of Alaska: with an annotated list of species. Contribución al Tenth Pacific Science Congress. Hawaii, 1961. Publicado en 1963 por la Bishop Museum Press. págs. 45 a 63. 1963.
- HOLLAND, G. P. Evolution, classification, and host relationships of Siphonaptera. *Ann. Rev. Ent.*, 9: 123-146. 1964.
- HOWARTH, O. H. Popocatepetl and the volcanoes of the Valley of Mexico. *Geogr. J.*, 8: 137-153. 1896.
- JOHNSON, P. T. y J. N. Layne. A new species of *Polygenis* Jordan from Florida, with remarks on its host relationships and zoogeographic significance. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 63: 115-123. 1961.
- LEAVENWORTH, W. C. A preliminary study of the vegetation of the region between Cerro Tancitaro and the Río Tepalcatepec, Michoacán. México. *Amer Mid. Nat.*, 26: 137-206. 1946.
- LORENZO, J. L. *Los glaciares de México*. Publicación de la Universidad Nacional Autónoma de México, Inst. de Geofísica, Monografía Núm. 1, 114 págs. 1959.
- MANI, M. S. *Introduction to High Altitude Entomology*. *Insect. Life Above the Timber-line in the North West Himalaya*. 1a. Ed., 302 págs., Methuen y Co. Lt., Londres, 1962.
- MARTIN, P. S. A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias region, Ta-

- maulipas, Mexico. *Misc. Publ. Zool. Univ. Mich.*, 101: 1-115. 1958.
- MILLER, G. S. y R. Kellogg. List of North American recent mammals. *Bull. U. S. Nat. Mus.*, 205: xii + 945 págs. 1955.
- MIRANDA, F. Estudios sobre la vegetación de México. 5. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 8 (1-4): 95-114, 15 láms. fuera de texto. 1947.
- MIRANDA, F. y E. Hernández X. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.*, 28: 29-179. 1963.
- MULLER, C. H. Relations of the vegetation and climatic types in Nuevo León, México, *Amer. Mid. Nat.*, XXI: 687-729. 1939.
- MOORE, R. T. The Transverse Volcanic Biotic Province of Central Mexico and its relationship to adjacent provinces. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 10: 217-236. 1945.
- PURPUS, C. A. Mexicanische Hochgipfel, in G. Karsten und H. Schenck Vegetationsbilder, 5. Reihe. Heft 8. Taf. 46-51 (citado por Miranda, 1947, *non vidi*) 1908.
- ROBLES-RAMOS, R. Algunas ideas sobre la glaciología y morfología del Iztaccihuatl. *Rev. Geogr. Inst. Panamer. Geogr. Hist.* IV: 69-98. 1944.
- ROTHSCHILD, M. y B. Ford. Breeding of the rabbit flea (*Spilopsyllus cuniculi* Dale) controlled by the reproductive hormones of the host. *Nature*, CCI (4914): 703-704. 1964a.
- ROTHSCHILD, M. y B. Ford. Maturation and egg-laying of the rabbit flea (*Spilopsyllus cuniculi* Dale) induced by the external application of hydrocortisone. *Nature*. 103 (4941): 210211. 1964b.
- RYAN, R. M. The Biotic Provinces of Central America as indicated by mammalian distribution. *Acta zool. mex.* 6 (2-3): 1-54, 1 mapa. 1963.
- RZEDOWSKI, J. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. *Bol. Soc. Bot. Mex.*, 29: 121-177. 1965.
- SCHMIDT, K. P. Faunal realms, regions and provinces. *Quart. Rev. Biol.*, 20: 322-331. 3 figs. 1954.
- SIMPSON, G. G. Mammals and the nature of continents. *Amer. J. Sci.*, 151: 1-31. 1943.
- SIMPSON, G. G. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 80: x vi + 350. 1945.
- SIMPSON, G. G. Holarctic mammalian faunas and continental relationships during the Cenozoic. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 58: 613-688. 1947.
- SMITH, H. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas de género *Sceloporus*. *Anal. Esc. Nac. Cienc. Biol.*, 2 (1): 103-110, 1 mapa. 1940.
- TAMAYO, J. L. *Geografía moderna de México*. Librería Patria, México. D. F., 1a. Ed., 431 págs. 1953.
- TAMAYO, J. L. *Atlas Geográfico General de México*. Instituto Mexicano de Investigaciones Económicas. 2a. Ed. México, 1962.
- TIPTON, V. y E. Méndez. New species of fleas (Siphonaptera) from Panama. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 54 (2): 255-273. 1961.
- TRAUB, R. Siphonaptera from Central America and Mexico. A morphological study of the aedeagus with description of new genus and species. *Fieldiana: Zool.*, 1: 1-127. 1950.
- VIVÓ, J. A. Los límites biogeográficos en América y la zona cultural mesoamericana. *Rev. Geogr.*, 3: 109-131. 1943.
- VIVÓ, J. A. *Geografía de México*. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 1a. Ed., págs. 1949.
- VIVÓ, J. A., J. C. Gómez, D. Riquelme y E. Yarza. *Climatología de México*. Instituto Panamericano de Geografía e Historia. Publicación Núm. 19. 73 págs. mapas. 1946.
- WEAVET, J. E. y F. E. Clements. *Ecología vegetal*. Acme Agency. Buenos Aires. 1938.
- WEBB, W. L. Biogeographic regions of Texas and Oklahoma. *Ecology*. 31: 426-433. 1950.
- WHITE, S. E. A geologic investigation of the late Pleistocene history of the volcano Popocatepetl. México. Disertación doctoral de la Syracuse University (Resumen, ditto. 7 págs.). 1951.
- WHITE, S. E. Probables substages of glaciation on Iztaccihuatl, Mexico. *J. Geol.* 64: 289-295. 1956.
- WHITE, S. E. *El Iztaccihuatl. Acontecimientos volcánicos en el lado oeste durante el Pleistoceno Superior*. Publicaciones del Instituto Nacional de Antropología e Historia. Serie Investigaciones Núm. 6, 80 págs., 1 mapa. 1962.

APÉNDICE 1

MAMÍFEROS DEL POPOCATÉPETL

(de los 2 500 a los 5 500 m alt.)

- 1) *Didelphis marsupialis californica* Bennet, 1816
- 2) *Dasyurus novemcinctus davisii* Russell, 1953
- 3) *Sorex s. saussurei* Merriam, 1892
- 4) *Cryptotis alticola* (Merriam) 1895
- 5) *Romerolagus diazi* (Díaz) 1893
- 6) *Sylvilagus floridanus orizabae* (Merriam) 1893
- 7) *S. c. cunicularius* (Waterhouse) 1848
- 8) *Lepus callotis* Wagler, 1830
- 9) *Spermophilus v. variegatus* (Erxleben) 1777
- 10) *Spermophilus m. mexicanus* (Erxleben) 1777
- 11) *Sciurus nelsoni hirtus* Nelson, 1898
- 12) *Thomomys umbrinus peregrinus* Merriam, 1893
- 13) *Th. u. vulcanius* Nelson y Goldman, 1934
- 14) *Cratogeomys m. merriami* (Thomas)
- 15) *Reithrodontomys megalotis saturatus* Allen y Chapman, 1897
- 16) *R. ch. chrysopsis* Merriam, 1900
- 17) *Peromyscus maniculatus lebecula* Elliot, 1903
- 18) *P. melanotis* Allen y Chapman, 1897
- 19) *P. h. hylocetes* Merriam, 1898
- 20) *P. difficilis felipensis* Merriam, 1898
- 21) *Neotomodon a. alstoni* Merriam, 1898
- 22) *Neotoma mexicana torquata*, Ward, 1891
- 23) *Microtus m. mexicanus* (Saussure) 1861
- 24) *Canis latrans cagotis* (Hamilton-Smith) 1839
- 25) *Bassariscus a. astutus* (Lichtenstein) 1830
- 26) *Mustela frenata perotae* Hall, 1936
- 27) *Conepatus m. mesoleucus* (Lichtenstein) 1832
- 28) *Mephitis m. macroura* Lichtenstein, 1832
- 29) *Procyon lotor hernandezii* Wagner, 1831
- 30) *Lynx rufus escuinapae* Allen, 1903
- 31) *Felis concolor azteca* Merriam, 1901
- 32) *Odocoilus virginiana mexicana* (Gmelin) 1788

APÉNDICE 2

SIPHONAPTERA DEL POPOCATÉPETL

(de los 2 500 a los 5 500 m alt.)

- 1) *Cediopsylla interrupta* Jordan, 1925
- 2) *Cediopsylla simplex* (Baker) 1895
- 3) *Cediopsylla tepolita* Barrera in M. S.
- 4) *Ctenocephalidae felis felis* (Bouché) 1835
- 5) *Echidnophaga gallinacea* (Westwood) 1875
- 6) *Hoplopsyllus glacialis affinis* (Baker) 1904
- 7) *Hoplopsyllus pectinatus* Barrera in M. S.

- 8) *Pulex simulans* Baker, 1895
- 9) *Atyphloceras tancitari* Traub y Johnson, 1942
- 10) *Hystrihopsylla orophila* Barrera, 1952
- 11) *Conorhinopsylla* sp. aff. *nidicola* Jellison
- 12) *Corrodopsylla curvata lira* Traub, 1950
- 13) *Ctenophthalmus caballeroi* Barrera, 1960
- 14) *Ctenophthalmus pseudagyrtis* micropus, Traub, 1950
- 15) *Catallagia* sp.
- 16) *Phalacropsylla nivalis* Traub y Barrera in M. S.
- 17) *Rhadinopsylla* sp. aff. *fraterna* (Baker)
- 18) *Rhadinopsylla mexicana* (Barrera) 1952
- 19) *Strepsylla* sp. nov. Traub y Barrera in M. S.
- 20) *Strepsylla mina* Traub, 1950
- 21) *Strepsylla taluna* Traub y Johnson, 1952
- 22) *Diamanus montanus* (Baker) 1895
- 23) *Foxella ignota* (Baker) 1895
- 24) *Foxella mexicana macgregori* Barrera, 1953
- 25) *Dactylopsylla megasoma* Barrera, 1953
- 26) *Jellisonia hayesi breviloba* Traub, 1950
- 27) *Jellisonia klotsi* Traub, 1944
- 28) *Kohlsia* sp.
- 29) *Peromyscopsylla hesperomys adelpha* (Rothschild) 1951
- 30) *Pleochaetis aztecus* Barrera, 1954
- 31) *Pleochaetis aetus* Traub, 1950
- 32) *Pleochaetis mundus* (Jordan y Rothschild) 1922
- 34) *Pleochaetis paramundus* Traub 1950
- 35) *Pleochaetis parus* Traub, 1950
- 36) *Pleochaetis sybynus jordani* Barrera, 1955
- 37) *Orchopeas bolivari* Barrera, 1955
- 38) *Orchopeas neotomae* Augustson, 1943